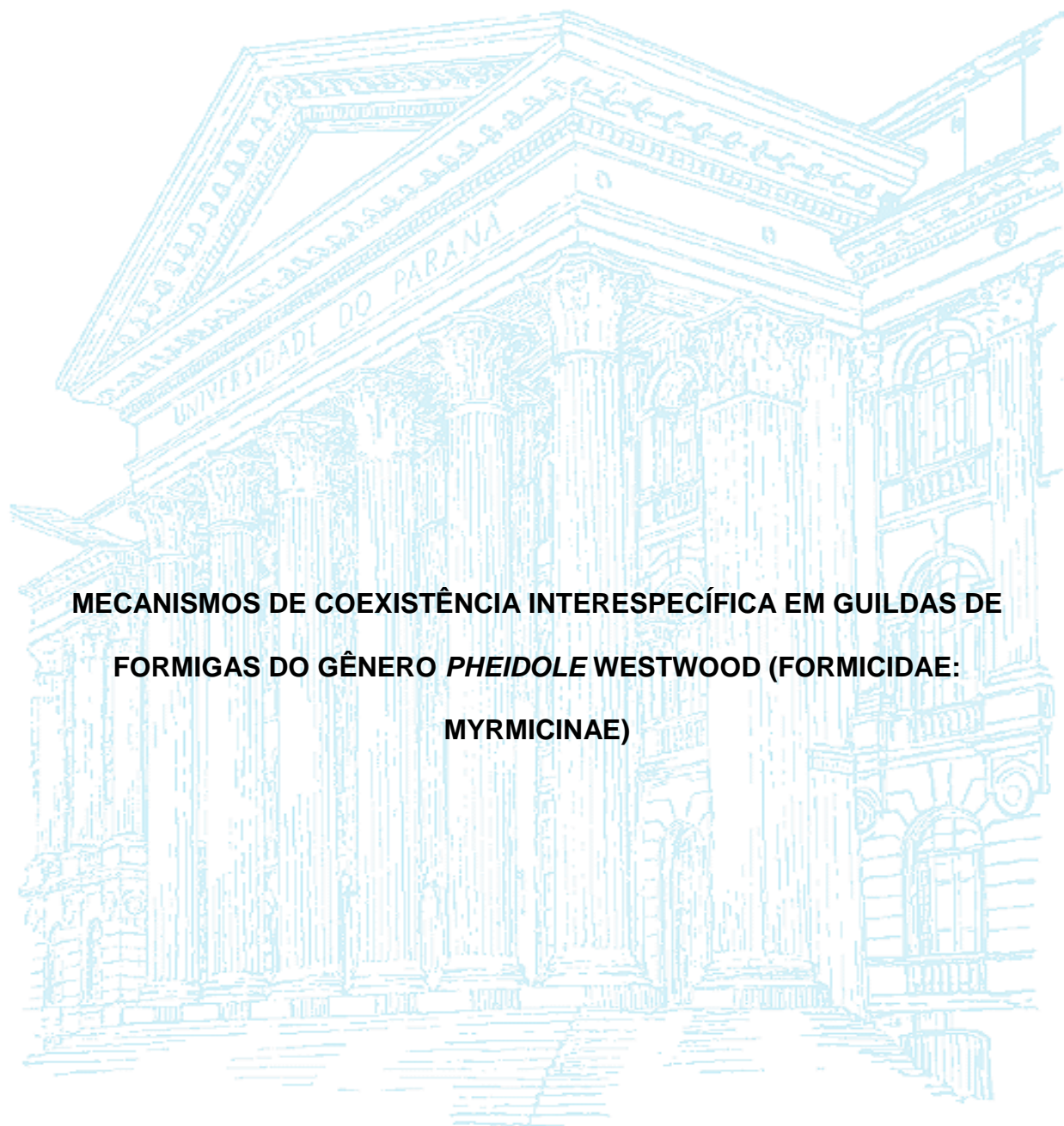


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
STELA DE ALMEIDA SOARES



**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA INTERESPECÍFICA EM GUILDAS DE
FORMIGAS DO GÊNERO *PHEIDOLE* WESTWOOD (FORMICIDAE:
MYRMICINAE)**

CURITIBA
2013

STELA DE ALMEIDA SOARES

**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA INTERESPECÍFICA EM GUILDAS DE
FORMIGAS DO GÊNERO *PHEIDOLE* WESTWOOD (FORMICIDAE:
MYRMICINAE)**

Tese apresentada à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do Título de Doutora em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2013

Ata da defesa

*Dedico aos orientadores que tive, os
quais não apenas acreditaram em mim,
mas deram-me a oportunidade.*

Agradecimentos

Agradecimento é a parte mais importante da nossa formação. Apenas sendo gratos é que aprendemos a reconhecer a ajuda do outro e o valor do nosso próprio trabalho. Agradecer a todos que ajudaram a construir esta tese não foi tarefa fácil, pois esta é uma das partes mais emocionantes no sentido *strictu* da palavra emoção.

O meu maior agradecimento é dirigido aos meus familiares, por terem sido o contínuo apoio em todos estes anos, ensinando-me, principalmente, a importância da construção e coerência de meus próprios valores. Agradeço ao meu pai pelo apoio incondicional em tudo que diz respeito ao meu futuro e à minha vida. Agradeço à minha mãe pela preocupação intermitente com a minha felicidade. Agradeço aos meus irmãos, pessoas que mais amo nesta vida, e ao meu sobrinho lindo. À família Rorato por me acolher em seu seio familiar, pelo carinho, afeto, amizade e por todo apoio dado ao longo dessa jornada.

Agradeço ao meu orientador Marcio R. Pie, especialmente, que sempre me incentivou a ser melhor do que sou hoje. E para isto ele não me corrigia, apenas demonstrava seus atos. Ao Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, o qual foi palco de diversos momentos de trabalho exaustivo, debates, discussões, alegria e diversão. Agradeço aos amigos que fiz e às pessoas que conheci dentro desse palco. Especialmente aos meus amigos que foram nas árduas coletas comigo, entre eles, Carina R. Firkowski, Diego R. Bilski, Evandro S. Bilek, Felipe M. Neves, Marcel K. Tschá, Mariane Ap. Nickele e Viviane D. do Nascimento. Assim com todos que fizeram ou fazem parte do PieLab.

Agradeço em especial à Ana Rorato Vitor, por ser uma mãezinha e por muitas vezes emprestar o carinho e afeto do seu lar, principalmente nas datas comemorativas e nas idas e vindas da rodoviária e/ou aeroporto. À minha amiga Daniela Malgarini Perez, por sua fidelidade, sinceridade e disponibilidade de me ouvir e aconselhar-me. “Dani com você aprendi que não devo acostumar com o que não me faz feliz e ir à luta, sempre”. À minha amável amiga de todos os momentos, fáceis e difíceis, Mariane Ap. Nickele pela amizade verdadeira, parceria e ajuda durante todo o doutorado.

Ao Programa de Pós-graduação em Entomologia, bem como aos professores e funcionários do Departamento de Zoologia. Em especial, à Cida, por seu carinho e amizade. Além dos meus amigos, Angélico Ansejo, Jaime I.R. Fernández e Juan C. Ugaz, assim como aos colegas da sala 6 do anexo.

À SPVS e aos guias de campo da Reserva Natural do Morro da Mina. Ao Prof. Elias Krainski pelo auxílio nas análises e ao Alex Wild pelas fotos lindas das minhas *Pheidole* spp. e ao Museo de Zoologia de São Paulo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante todo o período de doutoramento e ao povo brasileiro que através de sua contribuição, permitiu a bolsa de estudos através de seus órgãos representativos.

“Observa-te a formiga, olha para seus caminhos e sê sábio”.

Provérbios 6:6

RESUMO

O gênero *Pheidole* é conhecido por sua hiperdiversidade, com mais de 1000 espécies distribuídas em todo o planeta. Conhecer melhor a ecologia deste gênero representa um considerável avanço, não só para o estudo da biologia destas formigas, mas também para o entendimento da organização de comunidades hiperdiversas, pois apesar de sua grande importância ecológica, pouco se sabe sobre os mecanismos que permitem a coexistência local de espécies de *Pheidole*. Uma abordagem importante para elucidar estes mecanismos é a análise da distribuição espaço/temporal de suas colônias. Sendo assim, o objetivo do presente estudo foi investigar a distribuição de colônias de *Pheidole* em escala local em um fragmento da floresta Atlântica do sul do Brasil. As coletas em 10 mil unidades amostrais com 0,25 x 0,25m foram realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) de aproximadamente 3 mil hectares localizada na Área de Proteção Ambiental (APA) de Antonina-PR e pertencente à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS). A vegetação na área corresponde à Floresta Ombrófila Densa e é muito bem preservada, o que permitiu um estudo de uma comunidade altamente diversa de formigas. Análises dos índices de dispersão (razão variância média (I), índice de Morisita (I_s) e expoente k da distribuição binomial negativa) evidenciaram uma distribuição agregada para a maioria das espécies. Entretanto, houve espécies cuja distribuição variou de acordo com a época do ano e com os demais métodos possíveis utilizados, tais como diferentes tamanhos de *quadrat*. Entre as três distribuições de probabilidades estudadas, a distribuição binomial negativa apresentou o melhor ajuste à distribuição espacial das espécies, como *P. fallax*, *P. punctithorax*, *P. flavens* e *P. tristis*, que apresentaram uma maior dominância e elevado nível de agregação. O Índice de Moran indicou que o padrão de ocorrência da maioria das espécies estudadas possui uma autocorrelação espacial positiva. Quando estes dados foram submetidos à análises de co-ocorrência através de matrizes de presença e ausência por evento coleta, foram encontrados competição interespecífica. Em particular, análises de co-ocorrência entre os pares de espécies (par a par) indicaram uma tendência das espécies evitarem a sobreposição de ocorrência com outras espécies. Desta forma, a distribuição agregada em escala

local diminui a oportunidade de competição promovendo a coexistência local. Além disso, esses resultados sugerem que as espécies ecologicamente dominantes possuem uma distribuição espacial agregada, a qual poderia aumentar a competição intraespecífica, mas poderia facilitar a coexistência com espécies subordinadas. Esse fator pode desempenhar um papel importante para a manutenção da alta diversidade do gênero *Pheidole*.

Palavras-chave: coexistência, coocorrência, distribuição espaço/temporal, exclusão competitiva, hipótese de agregação.

ABSTRACT

Pheidole is known for its hiperdiversity, with more than 1000 species distributed across the planet. The knowledge of the ecology of their species represents a considerable advance, not only for myrmecology, but also for the understanding the organization of hyperdiverse communities. Despite its great ecological importance, little is known about the mechanisms that allow the local coexistence of *Pheidole* species. An unexplored approach to elucidate these mechanisms is through analysis of distribution on the space and time of their colonies. Therefore, the aim of this study was to investigate the distribution of *Pheidole* colonies at a local scale in the Atlantic Forest in southern Brazil. Four collections were carried out in the Morro da Mina Natural Reserve, a Private Reserve of Natural Heritage, located in the Area of Environmental Protection, in Antonina-PR. Samples were collected on a 25 X 25 m² grid divided into 0.25-m² squares. In each vertex of each square, a trap was installed, totaling 10,000 sample points for each sampling event. Each trap consisted of one Eppendorf tube of 2 mL, containing nearly 10 g of bait prepared from canned sardines. The vegetation in the area is corresponds to dense rain forest and is very well preserved, allowing a study of a highly diverse community of ants. The analysis of the dispersion index (variance/mean relationship (I), index of Morisita (I_δ) and k exponent of negative binomial distribution) showed that the majority of the species presented aggregate distribution. However, there were species whose distribution varied with the time of year and with other methods, such as, different sizes of *quadrat*. Among the three probabilities distributions studied: Poisson, positive binomial and negative binomial, latter distribution was the best model to fit the spatial

distribution of species, as *P. fallax*, *P. flavens* e *P. tristis*, that had a high dominance and level of aggregation. Moran's index indicated that most species have a positive spatial autocorrelation. Cooccurrences analysis, through presence and absence matrices, by gathering event showed a evidence of temporal competition. Already the results of analysis of cooccurrence between pairs of species showed a tendency to avoid. Thus, the aggregate distribution on a local scale, reduces the opportunity for competition promoting coexistence site. Furthermore, these results suggest that the ecologically dominant species have a aggregate distribution, which would increase intraspecific competition allowing coexistence with subordinate species. This factor may play an important role in maintaining the high diversity of the genus *Pheidole*. These results are inconsistent with traditional explanations for species coexistence and indicate possible alternative mechanisms to explain community organization in diverse communities, as *Pheidole*.

Key-words: coexistence, cooccurrence, competitive exclusion, spatial/temporal distribution, hypothesis of aggregation.

Lista de Tabelas

Capítulo II: Riqueza e Diversidade de *Pheidole* em uma região da Mata Atlântica do Sul do Brasil

Tabela I. Número de espécies de *Pheidole* coletadas em Mata Atlântica ao longo dos anos de 2009 a 2011.67

Tabela II. Índices ecológicos de Simpson (D'), Shannon (H'), Berger-Parker e Pielou (J') determinados aplicados aos gêneros de *Pheidole* amostrados por coletas durante os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.68

Lista de Tabelas

Capítulo III: Dinâmica espaço-temporal de colônias de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em escala local

Tabela I. Teste qui-quadrado de aderência das frequências observadas às frequências esperadas pelas distribuições de Poisson, Binomial positiva e Binomial negativa para *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) coletadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.120

Tabela II. Índices de dispersão para distribuição espacial *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) coletadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.122

Tabela III. Resultados em *p.valores* dos índices de dispersão do modelo binomial para vários quadrats no grid com as ocorrências de *Pheidole*, Morro da Mina, nos períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.....124

Tabela IV. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de outubro de 2009.126

Tabela V. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de abril de 2010.126

Tabela VI. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de outubro de 2010.127

Tabela VII. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de abril de 2011.127

Tabela VIII. Autocorrelação espacial, com base no cálculo do Índice de Moran, para espécies *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) com base nas frequências observadas.128

Tabela IX . Valores dos testes de coocorrência de espécies de formigas do gênero *Pheidole*, calculados separadamente para os quatro eventos de coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, PR. Para assembléias potencialmente estruturadas por competição, o índice c-score observado deve ser que o índice c-score calculado. O asterisco demonstram valores de índices observados maiores que seus respectivos calculados.133

Tabela X. Matriz com valores de p calculados a partir do software R demonstrando evidência de competição. Os valores significativos estão em negrito.....134

Lista de Figuras

Capítulo II: Riqueza e Diversidade de *Pheidole* em uma região da Mata Atlântica do Sul do Brasil

Figura 1. Mapa da área de estudo durante os anos de 2009 a 2011 no Morro da Mina, Antonina – PR, Brasil.	65
Figura 2. Climograma da área de estudo em Antonina, Paraná, Brasil (Fonte: IAPAR, 2011).	66
Figura 3. Correlação entre Riqueza e Diversidade. Valores dos índices ecológicos aplicados para as comunidades de <i>Pheidole</i> totais estudadas ao longo dos dois anos de coletas na Reserva Natural Morro da Mina, PR.	69
Figura 4. Valores médios com intervalo de confiança para os índices ecológicos aplicados na comunidade total estudada ao longo dos dois anos de coletas.	70
Figura 5. Ocorrências totais das espécies de <i>Pheidole</i> coletadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.	71
Figura 6. Frequências de espécies de <i>Pheidole</i> (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Outubro de 2009.	72
Figura 7. Frequências de espécies de <i>Pheidole</i> (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Abril de 2010.	72
Figura 8. Frequências de espécies de <i>Pheidole</i> (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Outubro de 2010.	73

Figura 9. Frequências de espécies de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Abril 2011.

.....73

Figura 10. Frequências das espécies de *Pheidole* ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

.....74

Figura 11. Curvas cumulativas dos números de espécies de *Pheidole* observadas e espécies estimadas para os quatro eventos de coleta. Método não-paramétrico Jackknife de primeira ordem empregando-se 100 aleatorizações (EstimateS).

.....75

Figura 12. Ordenação em duas dimensões através do Escalonamento Multidimensional (NMDS) conforme a composição de espécies de formigas do gênero *Pheidole* usando-se o índice de similaridade Bray Curtis. As amostras foram obtidas em quatro eventos de coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, Antonina PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

.....76

Figura 13. Ordenação de Escalonamento Multidimensional (NMDS) em duas dimensões ($r^2 = 0,383$; $F = 60,84$ e $p < 0,001$) das amostras conforme a composição de espécies de formigas do gênero *Pheidole* por evento de coleta. Usamos o índice de similaridade Bray Curtis, para as quatro coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, Antonina PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

.....77

Figura 14. Visão frontal e lateral das operárias de *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmecinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P. risii*, *P. tristis*, *P. eidmanni*, *P. longiseta*, *P. laevifrons*, *P. pubventris*, *P. vafra*, *P. fallax*, *P. oxyops*, *P. termitobia*, *P. floricola*, *P. oliveirai*.

.....78

Figura 14.1. Visão frontal e lateral das operárias de *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmecinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P.*

<i>blumenauensis</i> , <i>P. schwarzmaieri</i> , <i>P. lucretii</i> , <i>P. gertrudae</i> , <i>P. angusta</i> , <i>P. flavens</i> , <i>P. synarmata</i>	79
---	----

Figura 15. Visão frontal das operárias menores e maiores de <i>Pheidole</i> Westwood (Formicidae:Myrmecinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: <i>P. blumenauensis</i> , <i>P. tristis</i> , <i>P. synarmata</i> , <i>P. schwarzmaieri</i> , <i>P. lucretii</i> , <i>P. angusta</i> , <i>P. flavens</i> , <i>P. risii</i> , <i>P. eidmanni</i> , <i>P. termitobia</i> , <i>P. longiseta</i> , <i>P. laevifrons</i>	80
---	----

Figura 15. 1. Visão frontal das operárias menores e maiores de <i>Pheidole</i> Westwood (Formicidae:Myrmecinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: <i>P. pubiventris</i> , <i>P. vafra</i> , <i>P. fallax</i> , <i>P. oxyops</i> , <i>P. floricola</i> , <i>P. oliveirai</i>	81
--	----

Lista de Figuras

Capítulo III: Dinâmica espaço-temporal de colônias de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em escala local

Figura 1. Representação esquemática de estrutura de vizinhança de primeira ordem.	95
---	----

Figura 2. Autocorrelação espacial das espécies de <i>Pheidole</i> mais frequentes ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.	130
--	-----

Figura 3. Autocorrelação espacial das espécies de <i>Pheidole</i> menos frequentes ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.	131
---	-----

Figura 4. Mapas das ocorrências das espécies de <i>Pheidole</i> ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.	132
--	-----

Figura 5. Cladograma a partir dos valores de <i>p</i> demonstrando os principais grupos de espécies de <i>Pheidole</i> que tendem a se “evitar”.	135
--	-----

Figura 6. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.136

Figura 7. Gráfico de Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.....137

Figura 8. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.138

Figura 9. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.139

Sumário

Introdução geral	16
Capítulo I: O papel da competição na estruturação de comunidades de formigas	19
1. Introdução	21
2. Histórico da Competição em Formicidae	23
3. Conceito de Competição	24
3.1. <i>Competição intraespecífica</i>	26
3.2. <i>Competição interespecífica</i>	28
4. Os modelos ecológicos de coexistência de comunidades de formigas	30
5. Considerações Finais	31
6. Referências Bibliográficas	34
Capítulo II: Riqueza e Diversidade de <i>Pheidole</i> em uma região da Mata Atlântica do Sul do Brasil	42
Resumo	43
Abstract	44
1. Introdução	45
2. Objetivo	47
2.1. Objetivo Geral	47
2.2. Objetivos Específicos	47
3. Material e Métodos	48
3.1. Local de coleta	48
3.2. Coletas dos Dados	48
3.3. Análise dos Dados	49
4. Resultados	50
5. Discussão	54
6. Conclusão	56
7. Referências Bibliográficas	57
8. Apêndices	64
Capítulo III: Dinâmica espaço-temporal de colônias de <i>Pheidole</i> (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em escala local	82
Resumo	83
Abstract	84
1. Introdução	85
2. Objetivo	86
2.1. Objetivo Geral	86
2.2. Objetivos Específicos	87
3. Materiais e Métodos	87
3.1. Local da Coleta	87
3.2. Coletas	88
3.3. Análises de Dados	89
3.3.1 Determinação da distribuição espacial das comunidades de <i>Pheidole</i>	89
3.3.1.1 Índice de Dispersão	89
3.3.2. Distribuição de Probabilidades	91
3.3.3. Análise por vários <i>Quadrats count</i>	93
3.3.4. Análise do Modelo Autológico	95
3.3.3. Análise de Coocorrência	97
3.3.5. Análise de Coocorrência por pares de espécies - par a par.	98
4. Resultados	99
4.1. Caracterização sazonal	99

4.2. Índice de Moran:	100
4.3. Índices de Dispersão	100
4.4. Distribuição das Probabilidades.....	101
4.5. Análise de Quadrats count.....	102
4.6. Análise Autológica.....	103
4.7. Análises de Coocorrência	104
4.8. Análise de Coocorrência par a par.....	1044
5. Discussão	1055
5.1. Índice de Moran	1055
5.2. Índices de Dispersão e Distribuição das Probabilidades	106
5.3. Análise de contagem de quadrante	107
5.4. Análise Autológica.....	108
5.5. Análises de Coocorrência e Análise de Coocorrência par a par	109
6. Conclusões	111
7. Referências.....	112
8. Apêndices do Capítulo III	119

Introdução geral

Entender quais mecanismos determinam os padrões locais de diversidade está entre os principais objetivos da ecologia (Cody & Diamond 1975, Rosenzweig 1995, Tokeshi 1998, Morin, 1999, Hubbell 2001). O estudo destes mecanismos avançou consideravelmente nas últimas décadas, incluindo a integração de processos em diferentes escalas de espaço (ex. a influência do conjunto regional de espécies) e de tempo (escalas ecológicas/evolutivas) (Ricklefs & Schluter 1993, Schluter 2000, Hanski & Gaggiotti 2004). Contudo, a maior parte dos estudos integrando mecanismos ecológicos e evolutivos têm se baseado em contextos específicos, particularmente em ambientes insulares, como no caso dos lagartos *Anolis* no Caribe (Losos et al. 1998), os tentilhões de Galápagos (Grant & Grant 2003) e os peixes ciclídeos dos grandes lagos africanos (Kornfield & Smith, 2000). O motivo para isso é simples: comunidades insulares possuem menos espécies e representam sistemas mais simples de serem descritos e compreendidos. Por outro lado, há uma falta de estudos como estes em ambientes continentais, onde se concentra a maior parte da biodiversidade, principalmente pela escassez de táxons-modelo apropriados para responder estas questões.

O estudo de guildas de formigas representa uma importante ferramenta para os estudos de regulação de comunidades (Wilson 1990). Suas espécies distribuem-se por todos os ambientes terrestres do planeta, desde o círculo ártico às partes mais remotas do Hemisfério Sul, como a Terra do Fogo, África do Sul e Tasmânia, representando um dos grupos mais bem sucedidos ecologicamente dentre os insetos, sendo dominante na maioria dos ecossistemas terrestres (Hölldobler & Wilson, 1990). Em particular, formigas são importantes por manterem diversas relações ecológicas com muitos organismos, incluindo predação, mutualismo, comensalismo e parasitismo (Wilson 1971, Hölldobler & Wilson, 1990). Finalmente, a facilidade na amostragem e identificação de formigas as tornam excelentes modelos para monitoramento ambiental, respondendo rapidamente às alterações ambientais (Culler et al. 2003, Soares et al. 2007).

Mesmo nos trópicos, onde supostamente as condições ambientais são mais estáveis, a variação nas densidades populacionais das espécies de insetos é notável (WOLDA, 1983). A estrutura de habitat e a fragmentação, por exemplo, podem minimizar ou exacerbar os efeitos das modificações sazonais da abundância

das espécies. Muitas espécies podem exibir migrações sazonais não só horizontalmente, se deslocando para áreas diferentes, mas verticalmente, se deslocando para porções mais altas ou baixas do dossel florestal, sejam por busca de alimentos e refúgios ou por causa de variações de temperatura e umidade (Soares et al no prelo). Embora têm-se demonstrado uma influência de fatores climáticos e de complexidade da vegetação em determinar a riqueza local de guildas de formigas, acredita-se que o fator preponderante na regulação de comunidades de formigas é a competição interespecífica (Greenslade & Greenslade 1977, Caldas & Moutinho 1993, Hölldobler & Wilson 1990, Albrecht & Gotelli 2001, Parr 2008). Isto se reflete em uma variedade de fenômenos, como uma hierarquia de dominância interespecífica (Ribas & Shoereder 2002); territorialidade (Andersen & Patel 1994) e interações agonísticas (Andersen et al. 1991). Contudo, esta preponderância da competição interespecífica em comunidades de formigas é intrigante, tendo em vista que a teoria ecológica clássica sugere que tais situações levariam a uma grande frequência de exclusão competitiva, especialmente em comunidades altamente diversas como nos trópicos (Rosenzweig 1995).

O gênero *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae) representa um caso particularmente agudo deste paradoxo. Contudo, é um modelo ideal para o entendimento da estrutura de assembléias de espécies em escalas ecológicas e locais, pois este gênero é considerado hiperdiverso, com mais de 600 espécies somente no Novo Mundo e possivelmente mais de 1000 espécies em todo o globo (Wilson 2003). Espécies deste gênero são elementos dominantes da fauna de solo de formigas em diversos tipos de ecossistemas, chegando a mais de 30 espécies em poucos quilômetros quadrados de floresta amazônica (Wilson 2003). Embora exista uma considerável variabilidade morfológica, aparentemente há limitações fortes na extensão da diversificação fenotípica do grupo (Pie & Traniello 2007). Assim, compreender os mecanismos que permitem a coexistência de tantas espécies ecologicamente similares elucidará questões sobre as teorias ecológicas aplicadas em estudos de comunidades.

Duas hipóteses têm sido particularmente suportadas em estudos empíricos de comunidades naturais como mecanismos potencialmente importantes para a coexistência de espécies. A primeira é o balanço competição/colonização: espécies estariam distribuídas em um contínuo entre boas competidoras e más colonizadoras até más competidoras e boas colonizadoras, sendo que as suas interações ao longo

do tempo permitiriam um estado de constante fluxo ao longo deste contínuo (Yu & Wilson 2001, Calcagno et al. 2006, Adler et al. 2007). A segunda hipótese é a de agregação espacial (Murrell et al. 2002, Hartley & Shorrocks 2002). Nesta proposta, espécies ecologicamente dominantes possuem uma distribuição espacial agregada, a qual aumentaria a competição intraespecífica e permitiria coexistência com espécies subordinadas. A diferenciação destas hipóteses não é trivial, necessitando de esforços de longo prazo para que suas respectivas previsões sejam avaliadas.

Nenhum trabalho até hoje abordou quais os possíveis mecanismos de coexistência do gênero *Pheidole* na Mata Atlântica. O conhecimento das distribuições espaciais deste gênero representa um considerável avanço, não só para o estudo da biologia destas formigas, mas também para o entendimento da organização de comunidades hiperdiversas, pois apesar de sua grande importância ecológica, pouco se sabe sobre os mecanismos que permitem a coexistência local de espécies de *Pheidole*. Uma abordagem importante para elucidar estes mecanismos é através de análises de distribuição espaço/temporal de suas colônias. O objetivo do presente estudo foi verificar, através do uso de índices ecológicos, a diversidade e riqueza de *Pheidole*, a fim de contribuir na investigação sobre a estrutura, complexidade e organização das comunidades desses insetos, bem como investigar a distribuição espaço/temporal de *Pheidole* em escala local em um fragmento da floresta Atlântica do sul do Brasil.

Capítulo I

O papel da competição na estruturação de comunidades de formigas

O papel da competição na estruturação de comunidades de formigas

Resumo: O papel da competição em estruturar comunidades de formigas. Os estudos realizados para entender os mecanismos que determinam os padrões locais de diversidade avançaram nas últimas décadas, incluindo a integração de processos em diferentes escalas de espaço e de tempo. Entre esses mecanismos destaca-se a competição como fator regulador e estruturador das comunidades biológicas, mas esta é controversa dentro da ecologia. Por outro lado, na Mirmecologia a competição é por excelência considerada um dos principais fatores estruturadores das comunidades de formigas. Algumas hipóteses têm sido suportadas em estudos empíricos de comunidades naturais como mecanismos importantes para a coexistência de espécies. A primeira é o balanço competição/colonização: espécies estariam distribuídas em um contínuo entre boas competidoras e más colonizadoras até más competidoras e boas colonizadoras, sendo que as suas interações ao longo do tempo permitiriam um estado de constante fluxo ao longo deste contínuo. A segunda hipótese é a de agregação espacial, na qual, espécies ecologicamente dominantes possuem uma distribuição espacial agregada, a qual aumentaria competição intraespecífica e permitiria coexistência com espécies subordinadas. Além destas há o *trade-off* e a teoria de mosaicos, as quais envolvem competição e promovem a coexistência, e ainda os Modelos Nulos, os quais são utilizados para detectar a coexistências de espécies e determinar se a competição estrutura as comunidades de formigas. Contudo, o objetivo deste trabalho é demonstrar os principais mecanismos que envolvem a competição na estruturação de comunidades de formigas.

Palavras-chave: coexistência, modelos nulos, mosaicos, *trade-off*.

Abstract: The role of competition in structuring ant communities.: Understanding the mechanisms which determine local patterns of diversity is among the primary goals of ecology, and this has advanced in recent decades, including the integration of processes at different scales of space and time. Among these mechanisms highlights the regulatory and competition as a factor structuring biological communities, but it is controversial in ecology. In the Myrmecology, the competition is par excellence as one of the main factors structuring ant communities. Some hypotheses have been supported in empirical studies of natural communities as

important mechanisms for species coexistence. The first is the balance competition/colonization, species were distributed along a continuum between good and bad contestants competing colonizing up bad and good colonizers, and their interactions over time would allow a state of constant flux along this continuum. The second hypothesis is the spatial clustering, in which ecologically dominant species have an aggregated spatial distribution, which would increase competition among individuals and species coexistence with subordinates. Besides these there are the trade-off theory and the mosaics, which involve competition and promote coexistence, and also the null models, which are used to determine if competition structures communities of ants. However, the objective is to demonstrate the main mechanisms that involve competition in structuring ant communities.

Keywords: coexistence; mosaics; null models; trade-off.

1. Introdução

Um objetivos de estudos ecológicos é explicar a existência e a distribuição da biodiversidade ao longo do tempo e do espaço. Existem duas linhas de pensamento principais que se dividem em relação à força primária responsável pela estruturação das comunidades: interações bióticas e respostas individuais das espécies às condições ambientais (Ribas & Schoereder 2002). Por sua vez, apesar da competição ser considerada um fator essencial na distribuição das comunidades, o seu papel é um dos assuntos mais controversos dentro da ecologia (Schoener 1982). Por outro lado, na mirmecologia, há um grande consenso entre mirmecólogos de que a competição é um dos fatores que regula e estrutura a diversidade de formigas (Wilson 1971; Cole 1983; Hölldobler & Wilson, 1990; Morrison 2002). Trabalhos que abordam diferentes assuntos, tais como hierarquias de dominância (Savoläinen & Vepsäläinen 1988, Davidson 1988), mosaicos (Dejean *et al.* 1994), e partição de recursos (Albrecht & Gotelli 2001) exemplificam a importância da competição para a estruturação das comunidades de formigas. Todavia, há poucos estudos sobre os mecanismos que promovem a coexistência de espécies, ou quando estudados são feitos de maneira isolada e não correlacionados entre si.

De um modo geral, as colônias de formigas têm natureza sésil, isto é, as colônias podem ter locais demarcados. Devido ao fato de diferentes espécies de formigas frequentemente requererem condições semelhantes necessárias à sua sobrevivência e reprodução, tais como, locais de nidificação e alimentação entre

outras, elas podem comumente ser observadas interagindo agressivamente umas com as outras. Isto gera a expectativa de competição entre espécies e até mesmo entre indivíduos dentro da própria colônia (Fellers 1987; Savoläinen & Vepsäläinen 1988). Comunidades de formigas são normalmente referidas como sendo altamente interativas, exibindo relações de competição intra e interespecífica (Oliveira & Della Lucia 1992). Embora vários trabalhos apontem a competição intra e interespecífica como um dos fatores estruturadores das comunidades de formigas (Levings & Franks 1982; Fellers 1987; Savoläinen & Vepsäläinen 1988; Andersen & Patel 1994), poucos investigam a existência de padrões de competição e a relação das interações biológicas na determinação da diversidade de espécies de formigas (Soares *et al.* 2001).

Algumas evidências demonstram situações intrigantes sobre o papel da competição nas comunidades de formigas, como a preponderância da competição na formação de mosaicos de formigas (Majer 1976ab) e a influência dos fatores estocásticos na estruturação das comunidades (Ribas & Schoereder 2002). Embora neste último caso Ribas & Schoereder (2002) admitam a idéia de Majer (1976b), eles sugerem quais seriam as possibilidades da competição não estar atuando na estruturação dos mosaicos. Além disso, Hölldobler & Wilson (1990) têm mostrado que a competição é difícil de ser testada através de observações de campo e laboratório, e só o fato de duas espécies não coexistirem não representa uma prova de competição entre elas (Ribas & Schoereder 2002).

Existem alguns trabalhos envolvendo competição de formigas que apenas se limitaram a determinar a importância das espécies dominantes sobre o restante da assembléia de formigas (ex. Vasconcelos *et al.* 2000), não fazendo referência à importância da competição de uma forma geral (Andersen 1992, Andersen & Patel 1994, Parr *et al.* 2005, Vasconcelos *et al.* 2000). Desta maneira, justifica-se uma revisão sobre quais principais teorias têm sido testadas para as formigas.

O objetivo desta revisão é demonstrar os principais mecanismos que envolvem a competição na estruturação de comunidades de formigas. Para isso, este trabalho aborda os principais aspectos e o histórico da pesquisa sobre competição na família Formicidae, a importância e a definição dos conceitos de competição intra e interespecíficas, indica os principais mecanismos de coexistência, e por fim apresenta um breve relato sobre modelos nulos utilizados para explicar a co-ocorrência de espécies.

2. Histórico da Competição em Formicidae

Já o século XIX, com a publicação do livro “Sobre a Origem das Espécies por Meio da Seleção Natural ou a Preservação de Raças Favorecidas na Luta pela Vida”, Charles Darwin fez indagações sobre a coexistência das espécies e como era dada sua distribuição. Estas idéias foram explicitas em sua metáfora de cunhas, segundo a qual, “milhares de espécies são representadas por cunhas fincadas ao chão e para que uma nova cunha se estabeleça, uma das cunhas teria que ceder o seu lugar” (Darwin, 1859 p.631). Esta metáfora nada mais era que o um cenário promovido por competição.

Durante os anos 60 e 70, investigações em campo sobre competição em insetos consistiram em muitas observações sobre o partilhamento de recursos. A razão para tais estudos parece estar na teoria clássica sobre competição, que prediz que duas espécies não podem ocupar o mesmo nicho nem coexistir, exceto se houver alguma divergência no uso dos recursos (Schoener 1982). Durante essas décadas, muitos entomólogos procuraram evidência no modo como insetos diferenciam seus nichos e habitats, e argumentaram que a competição é a causa para tais diferenças (Denno *et al* 1995).

O termo competição desde sua primeira definição por Elton (1932), não tem sido suficiente para prever modelos ecológicos. É preciso investigar quais são os efeitos da competição aos competidores, pois a competição interespecífica e intraespecífica são forças que afetam a distribuição, abundância, estrutura e complexidade das comunidades de formigas. No entanto, vários autores têm demonstrado que a competição é o principal fator determinante nos diferentes padrões de distribuição das espécies de formigas em ambientes tropicais (Torres 1984; Tobin 1994; Tschinkel & Hess 2006) sendo a competição interespecífica uma das mais influentes nas estruturas de comunidades de formigas (Hölldobler & Wilson 1990).

A revisão de Tranielo (1989) relata as estratégias de forrageamento em Formicidae, argumentando que o fator determinante no forrageamento das formigas é a competição, de modo que a escolha pela quantidade, qualidade e distribuição dos recursos, tempo, espaço e predação é feita de maneira a minimizar a competição. Por outro lado, Sanders & Gordon (2002) argumentam que há várias questões na interface da competição, principalmente no comportamento dos forrageadores e o uso dos recursos.

Historicamente, um dos fatores mais citados como estruturadores de comunidades de espécies de formigas é a competição (Schoereder et al., 2004). Desta forma, a competição tem sido descrita como o 'hallmark' da ecologia de formigas (Hölldobler & Wilson, 1990). Mas outros fatores que agem em escalas espaciais diversas podem dificultar a visualização da ocorrência deste fator (Ribas & Schoereder, 2007). Embora o conhecimento sobre o papel da competição nas comunidades de formigas tenha avançado consideravelmente ao longo da história da ecologia, poucos pesquisadores têm se preocupado com a busca de padrões. Existem muitas questões mal resolvidas em relação à competição que necessitam de estudos experimentais e revisões de conceitos. Primeiro, são poucos os estudos com formigas que testam os efeitos da competição interespecífica, o comportamento das forrageadoras e o uso dos recursos; ademais, os poucos estudos realizados verificando esses fatores possuem diferentes conclusões. Por exemplo, Ryti & Case (1988) em experimentos com formigas carregadoras de sementes no deserto, demonstraram que a remoção das colônias vizinhas dessas formigas não influenciou os tipos e quantidades de ocorrência dos recursos recolhidos por *Veromessor pergandei* (Mayr, 1886) ou colônias de *Pogonomyrmex californicus* (Buckley, 1867). Em contraste, experimentos desenvolvidos no bioma Taiga demonstraram que espécies subordinadas ajustam suas dietas para alimentos menos procurados pelas espécies dominantes, evidenciando a influência exercida por espécies vizinhas (Vepsäläinen & Pisarski 1982; Savoläinen & Vepsäläinen 1988). Além disso, Parr (2008) demonstrou por meio de modelos nulos que, dentre três diferentes fisionomias da savana africana, apenas uma possui a assembléia de formigas significativamente estruturada por competição. Ribas & Schoereder (2007) sugerem que, além da competição, as condições do habitat e fatores estocásticos de colonização e extinção também devem ser considerados para explicar a competição em formigas.

3. Conceito de Competição

A competição pode ser amplamente definida como uma interação negativa entre dois indivíduos dependentes do uso de um recurso limitado. Ela pode ser simétrica ou assimétrica para um ou outro. O resultado da competição entre duas espécies é um aumento no ajuste de uma espécie em detrimento de outra, devido às habilidades superiores para acessar o recurso (Andersen et al. 1992).

A competição entre formigas e destas com os outros organismos deve ser comum, devido sua grande diversidade, sua ampla distribuição e hábitos generalistas (Wilson 1987ab;). Tal competição pode parecer mais intensa quando o recurso é limitado em escala temporal e espacial (Wiens 1989). Assim, a competição pode ser definida como a disputa de indivíduos por condições de sobrevivência e reprodução (alimento, território, luminosidade, ninhos, fêmea, macho, etc.), podendo ser intraespecífica ou interespecífica (Hölldobler & Wilson 2009).

No caso de formigas, as operárias soldados maior/menor e a rainha são consideradas em conjunto como “o indivíduo” para a competição, porque as colônias de formigas são consideradas “supergorganismos” (Hölldobler & Wilson 2009) e o sucesso da colônia depende tanto das operárias como da rainha. Além disso, desde a época de Darwin, ao observar a socialidade das formigas, já se argumentava que a competição age em uma unidade de seleção: a colônia.

Uma diferença entre competição intraespecífica e interespecífica é que os indivíduos de diferentes espécies não requerem exatamente o mesmo recurso e não o utilizam do mesmo modo, de maneira que a competição interespecífica deve ser mais assimétrica e mais intensa (Hölldobler & Wilson 1990). Há três principais mecanismos gerais através dos quais a competição pode ocorrer em formigas e aplicam-se igualmente para competição intra/interespecífica:

Competição por interferência (ação direta) – os efeitos físicos causados pelo estresse na busca de recursos, tal como os encontros agressivos entre os indivíduos, podem diminuir o tamanho da colônia e, ao longo do tempo, causar a extirpação da mesma. Hölldobler & Wilson (1990) demonstraram esse efeito para *Aphaenogaster cockerelli* (Andre, 1893), que limita o tempo de forrageamento de seu competidor *Pogonomyrmex barbatus* (Smith, F. 1858), ainda relatam o roubo de alimento por *Myrmecocystus mimicus* (Wheeler, 1908) que visa o retorno das forrageadoras *Pogonomyrmex* sp (cleptoparasitismo).

Competição por exploração (ação indireta) – vem do inglês “*scramble competition*”. Ocorre geralmente quando o recurso compartilhado é limitado e uma espécie de formiga diminui o montante disponível para outra, como por exemplo o recrutamento mais eficiente de formigas que utilizam muitas operárias para obter o recurso usurpando o espaço das espécies com recrutamento menos eficaz. Nesse caso, colônias com recrutamento em massa acabam por expulsar outras colônias menores. Algumas vezes, a competição por interferência e a por exploração agem

concomitantemente, isto é, o comportamento interferente de uma espécie impede o acesso ao recurso por outra espécie, o que permite à primeira espécie explorá-lo.

Competição Aparente (Holt 1977) – é o efeito negativo de uma espécie na abundância e no crescimento populacional de outra espécie, mediado pelo compartilhamento do mesmo inimigo natural. Este caso ocorre independentemente se duas espécies compartilham o mesmo recurso, ou seja, um recurso não trivial. Um exemplo é o processo que pode resultar na diminuição do crescimento populacional de duas espécies de presas, que não competem pelo mesmo recurso, mas compartilham o mesmo inimigo natural. A presença de mais de uma população de presa permite que seu predador aumente seu nível populacional, podendo excluir uma das espécies presas, por exemplo, a que possuir uma história de vida mais vulnerável. Há estudos que demonstram que a competição por interferência é rara. Já a pseudocompetição é pouco registrada, pois é difícil a identificação desse tipo de competição para mais de uma espécie de formigas (Lach *et al.*, 2010).

3.1. *Competição intraespecífica*

A competição intraespecífica ocorre quando dois ou mais indivíduos da mesma espécie competem pelo mesmo recurso, tais como local de nidificação, alimento, acesso à reprodução, ou qualquer outro fator que esteja envolvido no processo de sobrevivência e reprodução (Hölldobler & Wilson 2009). Para as formigas, a competição intraespecífica ocorre entre indivíduos da mesma espécie, porém de colônias diferentes, uma vez que a colônia em si pode ser considerada um organismo único, como citado anteriormente. Tal competição é importante nas comunidades de formigas, pois tem um importante papel na estruturação de comunidades e por influenciar a abundância, a fertilidade, a sobrevivência, o crescimento populacional e a densidade na área ocupada por essas comunidades (Lach *et al.*, 2010).

A competição intraespecífica pode ser manifestada através da morte ou da migração de uma colônia de formigas subjugadas, levando à superdispersão de locais de nidificação. Esta é a forma de competição intraespecífica mais citada na literatura, com base na ampla distribuição espacial de colônias maduras em um espaço uniforme (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, a uniformidade espacial não é por si só prova de competição (Ribas & Schoereder, 2007)

Os primeiros registros sobre superdispersão de colônias de formigas foram realizados pelos ecologistas pioneiros Elton (1932) e Brian (1956). Desde então, são

escassos os experimentos sobre a competição intraespecífica na superdispersão das colônias de formigas. Contudo, ninhos polidômicos de colônias de formigas são frequentemente superdispersos e comuns, principalmente em formigueiros na beira de riachos e estuários, como é o caso de *Solenopsis* sp. (Traniello & Levings, 1986).

Formigueiros polidômicos ou múltiplos ocorrem freqüentemente em áreas amplas, nas espécies que se deslocam bastante como a “formiga argentina” *Linepithema humile* (Mayr, 1868) e a “formiga-faraó” *Monomorium pharaonis* (Linnaeus, 1758), ou em colonizadoras recentes como a lava-pé *Solenopsis invicta* (Buren, 1972) (Hölldobler & Wilson 1990). Colônias poligínicas estão freqüentemente associadas com a situação de formigueiro múltiplo (Walin *et al.* 2001). Entretanto, em espécies monogínicas, um formigueiro polidômico pode resultar em um ninho central contendo a rainha e a prole, e ninhos periféricos contendo principalmente operárias forrageiras (Pfeiffer & Linsenmair 1998). Os ninhos polidômicos não refletem competição intraespecífica, mas uma estratégia que reduz os custos de forrageamento, porque todos os ninhos pertencem à mesma colônia. No entanto, a competição intraespecífica acarreta na superdistribuição como uma estratégia das colônias (Ryti & Case 1896).

Um fator já mencionado desde a época de Haldane (1953) é a importância da densidade de indivíduos nas populações: se a competição intraespecífica for somente o fator operante na população, esta poderia alcançar a estabilidade através de sua densidade. Sendo assim, é comum entre os ecologistas o termo dependência de densidade, ou seja, as interações e comportamentos das populações são controlados por sua densidade. Formigas comumente tem alta densidade populacional (Cushman & Addicott, 1991). Consequentemente, a alta frequência de interações agonísticas entre colônias pode levar a limitações de recursos e espaço (McGlynn, 2010). A competição intraespecífica é a força da densidade-dependente, pois a frequência das interações competitivas pode influenciar a densidade da colônia, em tamanho e número de indivíduos. Estudos de Wallof & Blackith (1962) indicaram que a alta densidade das colônias torna os ninhos superdispersos, ao contrário de colônias com baixa densidade, na qual os ninhos se tornam aleatoriamente espaçados. Observações sobre a territorialidade da formiga *Lasius flavus* (Fabricius, 1782), realizada por Wiernasz & Cole (2003), comprova que a distribuição dos ninhos desta formiga muda de acordo com a densidade, corroborando a idéia de Haldane (1953) e Wallof & Blackith (1962).

A competição pode ocorrer em qualquer estágio do ciclo de vida da colônia, contudo tem mais efeitos no estágio de fundação da colônia, pois esta ainda não está estabelecida para se defender. Com isso, a competição aumenta a limitação de alimento ou de locais de sítios de nidificação em colônias não estabilizadas. Por outro lado, a competição pode ser diminuída ou evitada em espécies claustrais, pois, neste caso, as rainhas estão seguras até que a primeira operária torne-se forrageadora (Peeter & Molet 2010). Entretanto, em espécies não claustrais, o fundador entra em contato direto com espécies de colônias já estabilizadas e se o local de nidificação é perturbado antes de haver operárias adultas, torna-se mais difícil o fundador carregar toda perturbação de seu ninho com larvas e pupas sozinho. Gordon & Kulig (1996), demonstraram que apenas 1% de rainhas de *Pogonomyrmex*, atinge o sucesso no trabalho de fundação da colônia sozinha. Enfim, a competição intraespecífica entre colônias pode reduzir a performance do estabelecimento da colônia, alterando a área territorial de forrageamento, reduzindo o tamanho da colônia e a produção de alados (Gordon & Wagner, 1997). Os parâmetros e evidências experimentais sobre competição intraespecífica com o foco na distribuição de ninhos, ciclo da colônia e interações comportamentais foram bem discutida por Andersen (2008).

3.2. Competição interespecífica

A essência da competição interespecífica é que os indivíduos de uma espécie sofrem redução na sua sobrevivência e reprodução (Lach et al. 2010). A competição interespecífica em comunidades de formigas é intrigante, tendo em vista que a teoria ecológica clássica sugere que tais situações levariam a uma grande frequência de exclusão competitiva. Enquanto a competição entre diferentes espécies de formigas tem sido amplamente documentada, a competição entre formigas e outros grupos de organismos, que é fator chave na estruturação das comunidades, tem recebido pouca atenção (Hölldobler & Wilson, 1990). Nota-se ainda que há poucos estudos que comprovem essa opinião (Brown & Davidson 1977; Aho et al. 1999; Orrock et al. 2004).

Brown & Davidson (1977) conduziram um dos poucos estudos examinando a competição entre formigas e roedores. Eles demonstraram que as formigas do deserto competem com esses roedores e ainda têm o potencial de competir e influenciar a dinâmica de muitos outros táxons. Outro estudo mais recente sobre esta questão é o de Orrock et al. (2004), no qual se observa o forrageamento de

uma espécie de roedor, *Peromyscus polionotus* (Osgood, 1907), sob a influência da ocorrência de *Solenopsis invicta*. Os resultados demonstraram que *S. invicta* levou a uma redução do forrageamento do roedor em situações em que essa atividade deveria ser maior. *Solenopsis invicta*, mesmo estando na presença do indicador de seu competidor (urina do roedor), reduziu potencialmente a qualidade do habitat para *P. polionotus* e a distribuição de sementes consumidas pelos roedores.

A competição dentro de uma hierarquia de dominância também é considerada como fator estruturador de comunidades de formigas, visto que o termo dominância pode ter diversas interpretações, a comportamental, a numérica e/ou a ecológica. A *dominância comportamental*: é atribuída às espécies que exibem um comportamento agressivo que faz com que outra espécie se retire ou evite o recurso, geralmente alimentar. Hölldobler & Wilson (1990) demonstram a hierarquia de dominância em rainhas de *Camponotus ferrugineus* (Fabricius, 1798), as quais foram dominadas por *Myrmica rubra* (Latreille, 1804). A *dominância numérica* é atribuída às espécies que possuem grande quantidade de indivíduos e portanto, de biomassa, além de recrutamento em massa, e por ocorrerem frequentemente no recurso, ou seja, refere-se à abundância da espécie (LeBrun, 2005). Finalmente, a *dominância ecológica*: é aquela que combina a dominância comportamental com a habilidade superior de explorar o recurso. Pode ser exemplificada por formigas que primeiro descobrem o recurso e as que melhor defendem ou aquelas que possuem maior sucesso na taxa de forrageamento (Davidson, 1997).

Os tipos de dominância podem ser facilmente observados em interações interespecíficas com o uso de iscas, como sardinha, mel, carboidratos etc. (Davidson, 1997). As espécies de formigas numericamente e/ou comportamentalmente dominantes irão monopolizar o recurso principalmente em temperaturas favoráveis, mas não em temperaturas extremas (Bestelmeyer, 2000). Em contrapartida, as formigas subdominadas e submissas são obrigadas a exercer três diferentes estratégias: (1) encontrar o recurso rapidamente e removê-lo antes da chegada da espécie dominante (Davidson, 1997); (2) alterar o horário de atividade (Bestelmeyer, 2000); e/ou (3) substituir o item alimentar principal da sua dieta (Kaspari & Yanoviak, 2008). O grau de incidência das espécies dominantes pode afetar a riqueza de espécies em comunidades de formigas intensificando a competição interespecífica (Andersen, 1992). Além disso, fatores históricos e

ecológicos podem ser citados como possíveis causadores da maior importância da competição interespecífica (Parr *et al.*, 2005).

Em relação aos fatores históricos, pode-se salientar o exemplo da mirmecofauna australiana vs. brasileira. Enquanto 40% da fauna de formigas da savana australiana possuem origem primariamente de zonas áridas (Andersen, 2000), a maioria dos gêneros da savana brasileira é provavelmente de origem florestal, por possuírem seu centro de biodiversidade nas florestas tropicais (Kempf, 1972). Isso influencia diretamente a abundância de formigas, tendo consequência em suas interações competitivas. O gênero *Pheidole* presente no Brasil, por exemplo, possui ninhos menores e atividade bem inferior à apresentada pelas espécies australianas (Wilson, 2003). Já em relação aos fatores ecológicos, enquanto na savana australiana, a vegetação possui freqüentemente uma monodominância de espécies arbóreas distribuídas em apenas dois estratos (Mott *et al.*, 1985), na savana brasileira existe uma alta riqueza de plantas em três estratos bem definidos (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). Essa maior heterogeneidade da vegetação na savana brasileira pode aumentar a disponibilidade de alimento e abrigo para formigas, aumentando assim a riqueza e a troca de espécies e diminuindo, por consequência, a competição.

4. Os modelos ecológicos de coexistência de comunidades de formigas.

A competição é estudada há dois séculos, e ainda há questionamentos sobre seu papel, se existem padrões para que ela aconteça e se há regularidades promovendo a coexistência de espécies de formigas. Os fatores determinantes da coexistência de espécies em habitats muito diversos também podem ser considerados como um dos assuntos mais debatidos dentro da ecologia teórica (Diamond, 1975; Stone & Roberts, 1990; Blüthgen *et al.*, 2004ab; Parr, 2008). Quatro fatores principais podem ser apontados na determinação do número de espécies de formigas que podem coexistir em comunidades estruturadas por competição (Schoener 1982). Primeiro, a especialização de habitats pode influenciar significativamente a estruturação das comunidades (Lynch 1980; Vasconcelos *et al.* 2000; Yanoviak & Kaspari 2008). Segundo, diferenças na preferência alimentar podem diminuir a sobreposição de nichos agindo como fator positivo para o aumento da riqueza de espécies (Yanoviak & Kaspari 2008). Terceiro, a diferenciação do nicho temporal, determinada principalmente pela diferenciação do horário de atividade das espécies, possui também um importante papel (Albrecht & Gotelli

2001). Finalmente, o comportamento de forrageamento, influenciado principalmente por hierarquias de dominância, pode permitir que espécies possam forragear no mesmo local, sobre o mesmo recurso, na mesma hora, aumentando assim a riqueza local (Savoläinen & Vepsäläinen, 1988).

Vários autores têm concentrado esforços para compreender a diversidade ecológica e sua manutenção. Além do modelo de Lotka-Volterra que aborda a exclusão competitiva, precursora da coexistência, há outros modelos propostos para explicar a alta diversidade de comunidades e a coexistência, tais como o processo dinâmico de colonização e extinção, explicados por Kneitel & Chase (2004); um mecanismo denominado “*trade-off*”, no qual há um balanço entre colonização/extinção e a capacidade competitiva, a coexistência de espécies baseada na agregação espacial, principalmente para espécies que utilizam recursos efêmeros e em manchas (Hartley & Shorrocks, 2002), e, por fim, a estrutura de Mosaicos (Majer et al 1994).

Embora a competição seja, por excelência, a interação mais visada em estudos de coexistência (Volterra, 1926; MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1983), outros tipos de interações também são contempladas para explicar a coexistência de espécies. Geralmente, essas interações possuem certo grau de antagonismo entre as espécies (Giacomini, 2007). De maneira geral, as variações espaciais e temporais das espécies, bem como suas respostas às flutuações ambientais, nos levam a uma complexidade estrutural não encontrada em alguns dos modelos citados aqui. Desta forma, o conhecimento da importância destas características em diferentes comunidades pode levar à compreensão dos fatores que determinam a reunião das comunidades e de sua manutenção.

5. Considerações Finais

É indiscutível o fato de que a competição estrutura algumas comunidades biológicas e, dentro deste contexto, os mirmecologistas vêem em um consenso sobre a estruturação das comunidades de formigas através da competição. O que ainda não está bem resolvido é o papel da competição na determinação da diversidade e distribuição dessas comunidades. A competição varia com a complexidade do habitat, com a heterogeneidade ou com a limitação do recurso? Para responder essa questão são exigidos apenas experimentos de campo que investiguem e ou manipulem a complexidade do habitat, a heterogeneidade dos recursos e a limitação desses. Assim, cabe voltar uma maior atenção sobre o papel

da competição em comunidades de formigas e como ele varia nas comunidades naturais. Assim, obteremos predições mais acuradas a respeito do papel da competição em formigas.

Sabemos que as formigas são insetos eussociais, o que implica em uma estruturação de hierarquia dentro de suas colônias. Porém, investigações determinando o grau em que tais comunidades são estruturadas, através de estudos que visualizem completamente as assembléias de formigas, que removam uma série de espécies e que também utilizarem controles adequados, podem auxiliar no entendimento da real importância de cada membro em toda a assembléia. Isto distinguirá o conceito de hierarquias competitivas e os conceitos de competição poderão ser testados mais eficazmente.

Um esclarecimento refinado sobre a “dominância em formigas” será importante na determinação de outros fenômenos que envolvem a competição, como, por exemplo, o *trade-off* evolucionário. Em particular, este é um dos temas de alta relevância para os futuros trabalhos sobre a relação entre a dominância e a descoberta de recursos que incluam investigação das condições bióticas e abióticas em que esses *trade-offs* são encontrados. Presumivelmente, os *trade-offs* são apenas possíveis em sistemas onde a não-dominância ecológica nativa ou invasora ocorre. Então, quais características das espécies podem influenciar o *trade-off* ? Será que a capacidade de superar a competição em consequência da interferência especializada por características morfológicas, comportamentais ou fisiológicas, pode vir a reduzir a capacidade de outras espécies de descobrir/dominar recursos? Estudos que respondam claramente a essa questão com dados de morfometria, fisiologia e comportamento auxiliariam em uma resolução mais exata do funcionamento do *trade off* em comunidades de formigas.

Quanto à utilização de modelos nulos para avaliar a co-ocorrência de espécies e suas possíveis interações, são plausíveis as argumentações construídas por Gotelli & Entsminger (2007). A união do método de modelos nulos de co-ocorrência de espécies com métodos de observações comportamentais em iscas pode, de fato, aumentar a generalização das conclusões sobre a importância da competição para a fauna de formigas, visto que não é possível determinar se a competição é um fator importante apenas com base em modelos nulos. Todavia, a aplicação de modelos nulos para responder os efeitos da competição deve ser

revista com a seguinte premissa: responder o que são modelos nulos e o que podem determinar.

O fator chave do modelo de agregação é que as espécies que são agregadas podem limitar o crescimento de sua própria população, e se isto perdura, sobram então recursos, em baixas densidades populacionais, suficientes para manter outras espécies (as espécies competidoras inferiores). Assim, a essência desta teoria é a de que espécies ecologicamente dominantes, com distribuição espacial agregada, aumentariam a competição intraespecífica e permitiriam coexistência com espécies subordinadas. Este padrão claramente seleciona pela agregação de espécies o conflito entre a teoria evolutiva e o conceito ecológico das espécies de coexistência dos recursos efêmeros.

Estudos anteriores já demonstraram que espécies de formigas ecologicamente dominantes podem excluir outras fontes de recursos altamente qualitativos (Blüthgen & Fiedler, 2004a), mas não demonstraram claramente a importância da disponibilidade espacial e temporal dos recursos para a eficácia das estratégias de proteção dos recursos por formigas dominantes. No entanto, para estabelecer a dominância em formigas, seja ela ecológica, numérica ou comportamental, deve-se investigar a fundo o papel dos recursos disponíveis e como ele interfere na relação competitiva entre as espécies, de que maneira a competição intraespecífica interfere na distribuição agregada, e se existem regularidades nesse padrão de distribuição. Pois cada ponto levantado tem um custo/benefício próprio.

A teoria de Colonização/Extinção fornece uma visão sobre os efeitos potenciais da colonização/extinção na riqueza de espécies com conseqüências da competição. Porém, em remanescentes, há alguns indícios de alerta. Essa teoria deve ser empregada em estudo de remanescentes, fragmentos, etc., pois a fragmentação causa alterações na composição de espécies de formigas, e essas alterações são mais pronunciadas em fragmentos pequenos, os quais e estão mais sujeitos a invasores e ao efeito de borda. Investigações que abordam a dinâmica da Colonização/Extinção são essenciais para o manejo e conservação da biodiversidade, visto ser mais evidente que os efeitos secundários da fragmentação são maiores em pequenos fragmentos, onde o efeito da redução da população se acentua mais, assim como na substituição de espécies, o que provoca uma mudança na composição da mirmecofauna.

Por fim, a teoria dos mosaicos particularmente é uma das mais estudadas e uma das que mais recebem críticas; além daquela feita por Blüthgen & Stork (2007), na qual se discute uma excelente revisão da concepção de mosaicos de formigas, outra crítica é que é necessário primeiro estabelecer e entender o termo “dominância em formigas” e sua relação com o tamanho da colônia, com a abundância local, e com a preferência do habitat, para, desse modo, estabelecer-se uma predição precisa sobre os padrões na estrutura de comunidades. Para tal, seria ideal organizar experimentos usando várias técnicas que possam ser aplicadas em conjunto para detectar e fornecer evidências conclusivas de competição. Isso estabelecido, perceber-se-á mas facilmente as evidências da importância de outros processos biológicos, fatores históricos e ecológicos, tais como preferência pelo hábitat, distribuição, heterogeneidade do habitat e os eventos estocásticos de extinção e colonização, e as efetividade nos padrões de distribuição das espécies e no estabelecimento de mosaicos, bem como para o seu funcionamento. Pode-se concluir então que, embora a competição seja estudada desde Darwin (1859) e Elton (1946), ainda assim muitas vezes é difícil demonstrá-la de forma concisa. A competição continua a ser um fator importante na ecologia de formigas e é atributo decisivo para a estruturação e a regulação das comunidades de formigas em uma série de níveis.

6. Referências Bibliográficas

- ALBRECHT, M. & GOTELLI, N. J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134–41. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000494>
- AHO, T.; KUITUNEN, M. & HAKKARI, T. 1999. Reproduction success of Eurasian tree creepers, *Certhia familiaris*, lower in territories with wood ants. *Ecology*, 80: 998–1007. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0998:RSOETC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0998:RSOETC]2.0.CO;2)
- ANDERSEN, A.N. 1992. Regulation of momentary diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian season all tropics. *American Naturalist*, 140: 401–20. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8/>
- ANDERSEN, A.N. & PATEL A.D. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the

- foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia*, 98: 15–24.
[http://dx.doi.org/ 10.1007/BF00326085](http://dx.doi.org/10.1007/BF00326085)
- ANDERSEN, A.N. 2000. A global ecology of rainforest ants: functional group relation to environmental stress and disturbance. Pp. 25-34 *In*: Andersen, A.N. (ed.). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. AGOSTI D; MAJER J.D.; ALONSO L.E.; & SCHULTZ T.R. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 280p.
- ANDERSEN, A.N. 2008. Not enough niches: non-equilibrium processes promoting species coexistence in diverse communities. *Austral Ecology*, 33: 211–20.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01810.x>
- BESTELMEYER, B. T. 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 998–1009. [http://dx.doi.org/ 10.1111/j.1365-2656.2000.00455.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00455.x)
- BLÜTHGEN, N. & FIEDLER, K. 2004a. Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. *Ecology*, 85:1479–85.
<http://dx.doi.org/10.1890/03-0430>
- BLÜTHGEN N. & FIEDLER K. 2004b. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar feeding ant community. *Journal Animal Ecology*, 73: 155–66.
- BLÜTHGEN, N. & STORK. 2007. Ant mosaics in a tropical rainforest in Australia and elsewhere: A critical review *Austral Ecology*, 32: 93–104. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01744.x>
- BRIAN, M. V. 1956. Exploitation and interference in interspecies competition. *Journal of Animal Ecology*, 25: 339-347.
- BROWN, J.H. & DAVIDSON, D.W. 1977. Competition between seed-eating rodent sand ants in desert ecosystems. *Science*, 196: 880–882.
- COLE, B.J. 1983. Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution. *Journal Animal Ecology*, 52: 339–347. <http://links.jstor.org/> Fri Jan 5 15:53:44 2009
- CUSHMAN, J. H. & ADDICOTT, J. F. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualism. Oxford University Press, Oxford.

- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 502p.
- DAVIDSON, D.W. 1988. Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138–52.
- DAVIDSON, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnaean Society London*, 61: 153–81.
- DEJEAN, A.; AKOA A.; DJIETO-LORDON C. & LENOIR, A. 1994. Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 23: 275–92.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S. & OTT, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297 – 331.
<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.001501>
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Pages 342-444 In M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 743p
- ELTON, C.S. 1932. Territory among woodants *Formica rufa* (L.) at Picket Hill. *Journal of Animal Ecology*, 1: 69–76.
- FELLERS, J.H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68: 1466–78.
- GIACONMINI, H.C. 2007. Os mecanismos de Coexistência de espécies vistos pela teoria ecológica. *Oecologia brasiliensis*, 11: 521-543.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G.L. 2007. *EcoSim: null models software for ecology*. Acquired Intelligence Inc. and Kesey Bear, Jericho, VT.
- GORDON, D.M. & KULIG, A.W. 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology*, 77: 2393–409.
- Gordon, D. M. and Wagner, D. 1997. Neighbour hood density and Reproductive potential in harvester ants. *Oecologia*, 109: 556–60.
- HALDANE, J.B. S. 1953. Animal populations and their regulation. *New Biology*, 15: 9-24.

- HARTLEY, S. & SHORROCKS, B. 2002. A general framework for the aggregation model of coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71: 651–662. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00628.x>
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON E. O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge. 733p.
- Hölldobler, B. & Wilson E. O. 2009. The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. W.W. Norton. 522 p.
- KASPARI, M.; YANOVIK S.P. & DUDLEY R. 2008. On the biogeography of ant limitation: a study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 10: 17848–51. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01447.x>
- KEMPF, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 15: 3-334.
- KNEITEL, J.M. & CHASE, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7: 69–80. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x>
- LACH L.; PARR, C. L. & ABBOTT, K. L. 2010. *Ant Ecology*. Oxford University Press Inc., New York. 402 p.
- LEBRUN, E.G. 2005. Who is the dominant communities? Resources, parasitoids, and multiple competitive hierarchies. *Oecologia*, 142: 643–52.
- LEVINGS, S.C. & FRANKS N.R. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63: 338–44.
- LYNCH, J.F.; BALINSKY, E.C. & VAIL, S.G. 1980. Foraging pattern in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera:Formicidae). *Ecological Entomology*, 5: 353–371.
- MAJER, J.D. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bulletin of Entomological Research*, 62:151–60.
- MAJER, J.D. 1976a. Influence of ant sand ant manipulation on cocoa farm fauna. *Journal of Applied Ecology*, 13: 157–75.
- MAJER, J. D. 1976b. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Journal Applied Ecology*, 13: 145–155.

- MACARTHUR, R. H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. / *American Naturalist* 101: 377 - 385.
- MCGLYNN, T.P. 2010. Polygyny in thief ants responds to competition and nest limitation but not food resources. *Insectes Sociaux*, 57: 23-28.
<http://dx.doi.org/10.1007/s00040-009-0045-x>
- MORRISON, L. W. 2002. Island biogeography and metapopulation dynamics of Bahamian ants. *Journal of Biogeography*, 29: 387–394.
<http://dx.doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00683.x>
- MOTT, J.J.; WILLIAMS J.; ANDREW, M.H. & A.N. GILLISON. 1985. Australia savanna ecosystems. Pp. 56-82 p.*In*: Toth, J.C. & Mott, J.J. (eds.) *Ecology and Management of the World's Savanna*. Australian Academy of Science, Canberra, Australia. 570p.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and wood flora of the Cerrado Biome, p. 91-120.*In*: Oliveira P. S. and R. J. Marquis, (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press. 400 p.
- OLIVEIRA, M.A. & DELLA LUCIA, T.M.C. 1992. Levantamento de Formicidae de chão em áreas mineradas sob recuperação florestal de Porto Trombetas. Pará. *Boletim do Museu do Para Emílio Goeldi, Série. Zoológica*, 8: 275–84.
- ORROCK, J.L. & DANIELSON, B.J. 2004. Rodents balancing a variety of risks: invasive fire ants and indirect and direct indicators of predation risk. *Oecologia*, 140: 662–667
- PARR C.L.; SINCLAIR, B.J.; ANDERSEN, A.N.; GASTON, K.J. AND CHOWN, S.L. 2005. Constraint and competition in assemblages: across-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist*, 165: 481–94.
[http://dx.doi.org/0003-0147/2005/16504-40204\\$15.00](http://dx.doi.org/0003-0147/2005/16504-40204$15.00)
- PARR, C.L. 2008. Dominant ants an control species richness in a South African savanna. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1191–8.
[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2656](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2656)
- PEETERS C. & MOLET M. 2010. Colonial Reproduction and Life Histories Pp- 159-177. *In*: Lach L.; Parr C.L. and K.L. Abbott (eds.). *Ant Ecology*, Oxford University Press, New York. 402 p.
- PFEIFFER, M. & LINSENMAIR, K.E. 2001. Territoriality the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera:Formicidae). *Journal of Ethology*, 19: 75–85.

- POINTIN, A.J. 1961. Population stabilization and competition between the ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 30: 47–54.
- RIBAS C.R. & SCHOEREDER, J.H. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia*, 131: 606–611. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-0912-x>
- RIBAS, C.R. & SCHOEREDER J.H. 2007. Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity Conservation*, 16: 1511-1520. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-006-9041-x>
- RYTI, R.T. & CASE, T.J. 1986. Over dispersion of ant colonies a test of hypotheses. *Oecologia*, 69: 446–53. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00377067>.
- RYTI, R.T. & CASE, T.J. 1988. Field experiments on desert ants—testing for competition between colonies. *Ecology*, 69:1993–2003.
- SANDERS, N.J. & GORDON, D.M. 2002. Resources and the flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. *Insectes Sociaux*, 49: 371–9. <http://dx.doi.org/0020-1812/02/040371-09>
- SAVOLÄINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135–55. <http://dx.doi.org/10.1155/2012/383757>
- SCHOENER, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70:586-95.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122: 240–285.
- SCHOEREDER, J.H.; SOBRINHO T.G.; RIBAS C.R. & CAMPOS R.B.F. 2004. Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology*, 29: 391–398. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01378.x>
- SOARES, S.M.; SCHOEREDER, J.H. & SOUZA, O. 2001. Processes involved in species saturation of ground-dwelling ant communities (Hymenoptera, Formicidae) *Austral Ecology*, 26: 187–192. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01101.x>
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1990. The checker board score and species distributions. *Oecologia*, 85: 74–9. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00317345>

- TOBIN, J.E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. Pp 279–308p. *In*: HUNT, J.H. & NALEPA, C.A. (eds.). *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Boulder: Westview Press, xii +449p.
- TORRES, J.A. 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 16: 296–303.
- TRANIELLO, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34: 191–210.
<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001203>
- TRANIELLO, J.F.A & LEVINGS, S.C. 1986. Intra-and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius niger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, 69: 413–9. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00377064>
- TSCHINKEL, W.R. 2006. *The Fire Ants*. The Belknap Press of Harv University Press, Cambridge, M A. 730p.
- VASCONCELOS, H.L.; VILHENA, J.M.S. & CALIRI, G.J.A. 2000. Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology*, 37: 508–14. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00512.x>
- VEPSÄLÄINEN, K. & PISARSKI, B. 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*, 19: 327–35.
- VOLTERRA, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie Della R. Accademia Nazionale Dei Lincei*, II, 5–112.
- WALIN, L.; SEPPA, P. & SUNDSTRO M.L. 2001. Reproductive allocation within a polygyne, polydomous colony of the ant *Myrmica rubra*. *Ecological Entomology*, 26, 537–46. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00350.x>
- WALOFF, N. & BLACKITH, R.E. 1962. The grow than distribution of the mounds of *Lasius-flavus* (Fabricius) (Hym:Formiciade) in Silwood Park, Berkshire. *Journal of Animal Ecology*, 31: 421–37.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385–97.
- WIERNASZ, D.C. & COLE, B.J. 2003. Queen size mediates queen survival and colony fitness in harvester ants. *Evolution*, 57, 2179–83.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00396.x>
- WILSON, E. O. 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, M A. 548p.
- WILSON, E.O. 1987a. Causes of ecological success: the case of ants. *Journal of Animal Ecology*, 56: 1–9.

- WILSON, E.O. 1987b. The little things that run the World: the importance and conservation of invertebrates. *Conservation Biology*, 1: 344–6.
- WILSON, E.O. 2003. *Pheidole in the new world, a dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press. Cambridge, MA. 794p.
- YANOVIK, S.P.; KASPARI, M.; DUDLEY, R. & POINAR G.JR. 2008. Parasite induced fruit mimicry tropical canopy ant. *American Naturalist*, 171: 536–44.
doi:<http://dx.doi.org/10.1645/GE-3181.1>

Capítulo II

Riqueza e Diversidade de *Pheidole* em uma região da Mata Atlântica do Sul do Brasil

Riqueza e Diversidade de *Pheidole* em uma região da Mata Atlântica do Sul do Brasil

Resumo

Entender as causas das diferenças na abundância relativa de espécies de formigas é fundamental para elucidar os mecanismos reguladores de suas assembleias locais. Sendo assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar a diversidade de espécies de formigas do gênero *Pheidole* que ocorrem em uma mata nativa do bioma Floresta Atlântica. Foram realizadas quatro coletas na Reserva Natural Morro da Mina, uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) localizada na Área de Proteção Ambiental (APA) em Antonina, estado do Paraná-PR, Brasil e pertencente à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS). Cada uma das coletas compreendeu 10 mil unidades amostrais, distribuídas em cada vértice de um grid de 25 X 25 m². Cada amostra consistiu de 1 tubo Eppendorf de 2 mL, contendo aproximadamente 10 gramas de isca preparada a partir de sardinhas enlatadas. Os resultados indicaram espécies com valores elevados de ocorrência, tais como *P. flavens*, *P. tristis*, *P. laevifrons*, *P. fallax* e *P. angusta*, sendo estas as espécies consideradas como as dominantes na área de estudo. Outras espécies apresentaram baixos valores de ocorrência quando comparados com os valores das espécies dominantes, tais como *P. oliveirai*, *P. schwarzmaieri*, *P. risii* e *P. longiseta*, sendo consideradas as espécie menos dominantes, ou raras, em escala local. A riqueza de espécies foi maior nas coletas III e IV, na qual houve menor precipitação. Uma maior abundância de espécies dominantes esteve associada a uma redução na riqueza, abundância e diversidade de outras espécies. Houve diferenças significativas na composição de espécies entre as comunidades de formigas entre coletas ($r=0.79$ e $p<0.001$). Essa diferença na composição de espécies demonstra que, de fato, essas comunidades de formigas não se compõem de espécies distribuídas ao acaso. Além disso, esses resultados indicam que, mesmo em espécies de um único gênero com características ecológicas similares, pode existir variação considerável em suas abundâncias relativas, sugerindo uma investigação mais precisa dos mecanismos que possibilitam sua coexistência.

Palavras-chave: abundância, comunidades, índice de Shannon, composição de espécies

Abstract

The understanding of the factors that structure the ant communities has been contributing for to the knowledge of the processes involved in the regulation of the biodiversity of ants. Being like this, the aim of the present study was to evaluate through the use of ecological indexes, the diversity and richness of *Pheidole* occurring in a native forest of the Atlantic Forest biome, to contribute to the research on the structure, complexity and organization of communities of these taxa. Four collection were taken in the Morro da Mina Natural Reserve, a Private Reserve of Natural Heritage, located in the Area of Environmental Protection, in Antonina, State of Paraná-PR, Brazil. Each of the collections comprised 10 000 sampling units, which were installed at each vertex of a grid of 0,25 x 0,25 m². The samples were one Eppendorf tube of 2 mL, containing about 10 grams of bait prepared from canneds sardine. The results indicated species with high values of occurrence, for example, *P. oliveirai*, *P. schwarzmaieri*, *P. risii* e *P. longiseta*, these species were considered dominant in the study area. Other, species with low occurrence values compared to those of dominant species, for example, *P. oliveirai*, *P. schwarzmaieri*, *P. risii* e *P. longiseta* were considered rare in the study area. Species richness was higher in collection III and IV, in which there was less rain. The abundance of dominant species decreases the richness, abundance and diversity of other species, so values diversity of collections III and IV were higher than those of I and II. There were significant differences in species composition among communities of ants along the collections ($r=0.7944$ e $p< 0.001$). This difference in species composition shows that, indeed, these ant communities are composed by not randomly distributed species. Furthermore, these results indicate that species of a single genus with similar ecological characteristics can have a considerable variation in their relative abundances, suggesting a for more precise investigation of the mechanisms that enable their coexistence.

Key-words: abundance, communities, Shannon index, species composition.

1. Introdução

O estudo da origem e manutenção da biodiversidade nas últimas décadas tem-se caracterizado por uma intrigante dicotomia. Enquanto há investimentos para a conservação das espécies, ao mesmo tempo existem índices alarmantes de destruição de habitats. A Floresta Atlântica é um exemplo desse paradoxo, pois guarda, apesar de séculos de destruição, a maior biodiversidade por hectare entre as florestas tropicais (JOLY & al. 1990). Isso se deve à distribuição em condições climáticas e em altitudes variáveis, favorecendo a diversificação de espécies que estão adaptadas às diferentes condições topográficas de solo e umidade (TONHASCA 2005). Além disso, grande quantidade de matéria orgânica em decomposição sobre o solo fornece fertilidade suficiente para suprir toda a rica fauna e flora (BIHN & al. 2010). Atualmente, ela é a segunda maior floresta brasileira, embora restem apenas cerca de 5% de sua extensão original. É considerada um dos mais importantes conjuntos de ecossistemas do planeta e um dos mais ameaçados (VELOSO & al. 1991). Isso ocorre, provavelmente, porque a maior parte da sua biodiversidade está extremamente concentrada em florestas tropicais e a perda dessas florestas levará a uma extinção em massa de espécies, se as atuais taxas de desmatamento continuarem (DIRZO & RAVEN 2003).

A perda de habitats de florestas tropicais é uma importante ameaça para a diversidade de espécies, já que destruição e o desmatamento eliminam, de uma só vez, grande contingente de espécies, muitas ainda não descritas (PIMM & RAVEN 2000). Por isso, estudos de comunidades nesses ambientes são relevantes a fim de preservarem tanto espécies conhecidas como as ainda a serem descobertas (PIMM & al. 1995, DIRZO & RAVEN 2003). Assim como, são fundamentais para a compreensão dos ecossistemas, particularmente daqueles sob forte influência antrópica, servindo de subsídios para estudos biogeográficos, ecológicos e trabalhos de conservação (CALDAS & MOUTINHO 1993). Contudo, um dos principais desafios para a conservação é conhecer o grande número de espécies ainda não descritas nas florestas tropicais, especialmente de invertebrados (GENTRY 1992), uma vez que a priorização de conservação tem sido focado principalmente em vertebrados (HODKINSON & CASSON 2008). Assim, estudar espécies com um número grande de táxons não descritos constitui o primeiro passo para alcançar o objetivo da conservação.

Os insetos têm se mostrado bons instrumentos em estudos de conservação, pois são indicadores apropriados para se avaliar as mudanças no ambiente (BÜCHS 2003). Entre eles, as formigas (Hymenoptera: Formicidae) representam um modelo biológico ideal para monitorar a biodiversidade, uma vez que apresentam alta diversidade taxonômica e abundância em todos os tipos de ecossistemas terrestres, mantêm inúmeras associações bióticas, além de serem facilmente coletadas e por sua taxonomia estar bastante avançada (ANDERSEN 1997, FREITAS & al. 2003, DELABIE & al. 2006). As formigas compõem um dos grupos mais importantes de insetos em termos de biomassa, número de indivíduos, inter-relações ecológicas (HÖLLDOBLER & WILSON 1990), estruturando seu ambiente através de seu papel de agentes dispersores de sementes (BEATTIE 1985, LEVEY & BYRNE 1993, CHRISTIANINI & OLIVEIRA 2010), são predadores (ANDERSEN, 1992), (KASPARI 1996), (PHILPOTT & ARMBRECHT 2006), e engenheiros do ecossistema (LOBRY De BRUYN & CONACHER 1990, FOLGARAIT 1998), além de serem espécies-chaves em florestas tropicais (BIHN & al. 2008).

As formigas constituem um grupo altamente diverso e com ampla distribuição geográfica, são sensíveis às condições ambientais e facilmente amostradas (ALONSO & AGOSTI 2000). Esta sensibilidade e sua relação com as comunidades de outros organismos fazem dessa família um indicador ambiental em potencial (DELABIE & al. 2007). Além disso, a riqueza de espécies de formigas responde a diversas características ambientais, tais como: produtividade (KASPARI & al. 2004), tamanho, isolamento e configuração do habitat (RIBAS & SHOEREDER 2007). Dessa forma, formigas são excelentes ferramentas para estudos de diversidade, pois reagem relativamente rápido às modificações ambientais e dos habitats (LEWINSOHN & al. 2005). Estima-se que até 70% de todas as espécies descritas no mundo de formigas habitam o solo e a serapilheira. Esse conhecimento da biodiversidade da mirmecofauna de florestas tropicais obteve notáveis progressos após a adoção de estratores de Winkler, pitfalls e iscas (ALONSO & AGOSTI 2000). Dentre os formicídeos, o gênero *Pheidole*, com quase 1000 espécies conhecidas no Planeta Terra, apresenta uma forte dominância ecológica nos diversos biomas da América do Sul (WILSON 2003). Apesar de grandes esforços realizados nos últimos anos para descrever a fauna Neotropical deste gênero que conta com pelo menos 600 espécies, ainda permanece uma grande dificuldade para estimar sua riqueza e diversidade, bem como sua identificação taxonômica. *Pheidole* ocupa uma grande

variedade de ambientes espalhados pelo mundo e uma série de hábitos como predação, alimentação exclusiva de material vegetal ou de detritos (WILSON 2003). Além dos machos, existem as rainhas e as operárias, e entre estas castas há formas morfológicamente distintas: uma que apresenta corpo e mandíbulas delgados, chamada operária menor, e outra com corpo de maior comprimento, mais robusto, com cabeça grande e com grandes mandíbulas, a operária maior (“soldados”). Em algumas espécies há ainda mais subdivisões entre as operárias de *Pheidole* (WILSON 2003).

A nossa compreensão sobre a diversidade de espécies, para os táxons hiperdiversos das regiões neotropicais, tais como *Pheidole*, está longe de terminar. Este gênero, junto a *Camponotus* e *Crematogaster*, são um dos três mais prevalentes no mundo em termos de abundância e diversidade local (WILSON 1976). É considerado um dos maiores gêneros de formigas, não apenas em número de espécies, mas também de colônias e de biomassa. Significativamente, ele é mais abundante em regiões tropicais e subtropicais que em outras regiões (WILSON 2003). No entanto, nas últimas revisões realizadas sobre *Pheidole* (WILSON 2003; LONGINO 2009), pouco se tratou das espécies ocorrentes da metade sul da região Neotropical, especialmente no Brasil. Desta forma, há demanda de estudos que acelerem a análise da biodiversidade deste táxon em florestas tropicais. O presente estudo teve como objetivo verificar, através do uso de índices ecológicos, a diversidade e riqueza de *Pheidole* epigéicas que ocorrem em uma mata nativa do Bioma Floresta Atlântica, a fim de contribuir na investigação sobre a estrutura, complexidade e organização das comunidades desses insetos.

2. Objetivo

2.1. Objetivo Geral

Analisar, a riqueza e a diversidade, em escala local, de guildas de formigas epigéicas do gênero *Pheidole*, no Bioma Floresta Atlântica.

2.2. Objetivos Específicos

- Inventariar as espécies de formigas *Pheidole* presentes em uma floresta subtropical do litoral paranaense e descrever aspectos riqueza e diversidade;
- Comparar a riqueza e diversidade destas espécies ao longo dos períodos de coletas.

- Fornecer dados sobre a estrutura e composição das comunidades de *Pheidole* em escala local.

3. Material e Métodos

3.1. Local de coleta

As coletas de campo foram efetuadas na Reserva Natural Morro da Mina (25°21'S e 25°25'S e 48°46'W e 48° 51'W), no estado do Paraná, sul do Brasil, nos meses de outubro de 2009, abril de 2010, outubro de 2010 e abril de 2011 (Fig. 1). O clima da região é classificado como úmido subtropical (Cfa de Köppen). A área recebe uma precipitação anual de 600 milímetros, sem uma estação seca bem definida, porém ocorrem menos chuvas entre maio e agosto (Fig. 2) A temperatura média varia entre 16.2 °C em julho e 24.5°C em fevereiro (IPARDES, 1990). A Área estudada compõe-se de Florestas Estacionais Deciduais e Floresta Ombrófila Densa Submontana, situada entre 20 e 600 m de altitude, que originalmente cobria toda área, mas esta sofreu intensas explorações e fragmentação importantes, sendo convertida em pastagens (Ferretti & Britez 2006). Contudo, restam remanescentes importantes na reserva, 19 florestais, caracterizando mosaico de vegetação (SPVS 1999). Além de possuir áreas de mata nativa, a reserva também apresenta áreas em processo de restauração. A reserva compreende áreas de florestas secundárias, com valores crescentes de diversidade, equitabilidade e volume, de acordo com o tempo desde o abandono das atividades agrícolas (LIEBSCH & al. 2008).

3.2. Coletas dos Dados

As coletas de campo foram realizadas em cinco campanhas, sendo uma delas, a coleta piloto. Em cada coleta instalamos uma grade (*grid*) de 0,25 X 0,25 m em uma área de mata nativa de Floresta Estacional Decidua, denominada “Trilha da Samambaia”, com o auxílio de trenas, bússolas e estacas coloridas. A grade foi dividida em quadrados de 0,25 m e cada vértice resultante representa um ponto de coleta, para um total de 10.000 pontos por grade. Durante cada evento de coleta, cada vértice recebeu 1 tubo Eppendorf de 2 mL contendo aproximadamente 10 gramas de isca preparada a partir de sardinhas enlatadas. Estas iscas foram utilizadas por serem reconhecidamente muito atrativas à *Pheidole* spp. (ALBUQUERQUE & DIEHL 2009). Apesar de um padrão de espera de 30 min ter sido proposto por ANDERSEN (1992) para a atividade das formigas sobre a isca, KASPARI & YANOVIK (2001) não encontraram diferenças na composição das

espécies entre 30 e 60 min. Por isso, cada tubo de Eppendorf foi depositado sobre o solo e recolhido após 60 min. Todas as coletas foram realizadas entre 10:00hs e 16:00hs.

Coletar formigas com iscas de sardinha é um método simples, barato e fácil de implementar. Esse método de coleta é amplamente utilizado para investigar a diversidade de formigas que vivem no solo e na vegetação (SAVOLÄINEN & VEPSÄLÄINEN 1988, PORTER & SAVIGNANO 1990, DAVIDSON 1997), BESTELMEYER & al. 2000a, BRANDÃO & al. 2000, ALBRECHT & GOTELLI 2001, MERTL & al. 2010), e também pode ser empregado para estimar o número de espécies de formigas (BENSON & HARADA 1988, SILVA & al. 2004, VASCONCELOS & al. 2010).

Os exemplares das espécies de formigas foram coletados, identificados em nível de espécies/morfoespécies, e a seguir depositados na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Brasil (DZUP).

3.3. Análise dos Dados

Para a análise de comunidade de formigas é comum obter dados de abundância relativa através da incidência de espécies na amostra, ou seja, dados de presença e ausência (LONGINO 2000, PFEIFFER & al. 2003). Portanto, as análises de riqueza e diversidade partiram dos dados sobre presença e ausência. Tal procedimento é o mais apropriado para comparações interespecíficas, pois os cálculos não sofrem os efeitos do tamanho das colônias, nem do comportamento de recrutamento das operárias, o que levaria a superestimar aquelas espécies com sistemas de recrutamento mais eficientes e/ou aquelas cujas colônias estão mais próximas das armadilhas (TAVARES & al. 2001).

A análise de riqueza local das comunidades de *Pheidole* foram estabelecidas através da elaboração de uma tabela com o número de espécies observadas e suas respectivas abundâncias relativas, obtidas para cada espécie a partir do percentual de iscas que atraíram a espécie de *Pheidole* em questão dividido pelo total de iscas amostradas para o gênero. Ainda com esses dados, construímos gráficos com o número total de ocorrência de cada espécie ao longo de todas as coletas, bem como de sua frequência relativa em cada coleta. As espécies foram classificadas segundo (SILVEIRA NETO & al. 1976), pela sua frequência de ocorrência, como: acidental (<05%), acessória (>10<15%) e constante (>20 - 50%).

Após realizarmos uma análise da relação entre riqueza e abundância dentro das coletas realizadas, obtivemos, a partir desses dados, uma visão completa da diversidade de espécies através dos cálculos dos índices de diversidade de Shannon (H') e Simpson (D') (SHANNON & WEAVER 1949, BRUHL & al. 1998, MAGURRAN 2004). Um dos problemas desses índices é que, quando confrontamos valores de diversidade entre duas ou mais comunidades, temos dificuldade para decidir se os valores são, de fato, diferentes. Por isso, os índices calculados ao longo dos dois anos de coletas foram submetidos a uma análise de variância (ANOVA) para verificar se diferem significativamente. As estimativas de riquezas de espécies foram calculadas pelo índice de Jackknife de primeira ordem, através do software EstimateS 7.5 de COLWELL (2001), que é um dos índices não-paramétricos mais precisos para expressar a riqueza de uma comunidade (SCHMIDT & al. 2005).

Para determinar se há diferença significativa entre os valores de riqueza e a quantificação da variação na composição de espécies na comunidade *Pheidole* encontradas no grid entre os períodos de coletas estudados, realizamos a análise de similaridade (ANOSIM) no software R.) Além disso, para investigar diferenças na composição das espécies de formigas entre os períodos coletados, usamos o escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) em duas dimensões (períodos vs. espécies). O NMDS arranja “objetos” (nesse caso, os períodos de coleta) num espaço com um número particular de dimensões de modo a reproduzir as distâncias observadas. Usamos na matriz de frequência das espécies por período e a medida de distância do coeficiente de Bray-Curtis, recomendado por ser o mais eficiente para este tipo de análise (LASSAU & HOCHULI 2004). Embora aplicássemos o cálculo para entender as diferenças existentes entre os períodos de coleta, os anos de coleta 2009 a 2011 foram atípicos pela ocorrência do fenômeno “La Niña”, com eventos de chuva ocorrendo ao longo de todo o período estudado. Isso correspondeu com o esperado entre a estação chuvosa e a interestação (seca), bem como nesse período, foi registrada a maior enchente no litoral do Paraná, considerada o maior desastre natural na região nos últimos dez anos.

4. Resultados

Na área de estudo foram reconhecidas 19 espécies do gênero *Pheidole*, sendo elas: *P. angusta* (FOREL, 1908), *P. blumenauensis* (KEMPF, 1964), *P. eidmanni* (MENOZZI, 1926), *P. fallax* (MAYR, 1870), *P. flavens* (ROGER, 1863), *P.*

floricola (WILSON, 2003), *P. gertrudae* (FOREL, 1886), *P. laevifrons* (MAYR, 1887), *P. longiseta* (WILSON, 2003), *P. lucretii* (SANTSCHI, 1923), *P. oliveirai* (WILSON, 2003), *P. oxyops* (FOREL 1908), *P. pubiventris* (MAYR 1887), *P. risii* (FOREL 1892), *P. schwarzmaieri* (BORGMEIER 1939), *P. synarmata* (WILSON, 2003), *P. termitobia* (FOREL 1901), *P. tristis* (F. SMITH, 1858), *P. vafra* (SANTSCHI, 1923), as quais estão listadas na (Tab. I); elas foram submetidas ao registro fotográfico que pode ser visualizado na (Figs. 14 e 15). Algumas espécies tiveram seu primeiro registro de ocorrência no local estudado, tais como *P. longiseta*, *P. schwarzmaieri* e *P. synarmata*.

No total de 10.000 armadilhas instaladas na área de estudo, por evento de coleta, foram coletadas 14 morfoespécies do gênero estudado na primeira e segunda coleta, 19 na terceira e 18 na quarta coleta. Encontramos espécies comuns às quatro coletas: *P. angusta*, *P. eidmanni*, *P. fallax*, *P. flavens*, *P. floricola*, *P. gertrudae*, *P. laevifrons*, *P. lucretii*, *P. oliveirai*, *P. oxyops*, *P. schwarzmaieri*, *P. tristi*, e *P. vafra*, sendo estas, consideradas as mais frequentes. Uma espécie que ocorreu em apenas uma coleta foi *P. risii*, considerada como pouco frequente (casual) ou localmente rara. As distribuições das ocorrências das espécies de *Pheidole* durante os quatro eventos de coletas podem ser visualizadas nas (Figs 5, 6, 7, 8 e 9).

Através das iscas atrativas para o táxon estudado obtivemos os valores de ocorrência totais para todas as espécies de *Pheidole* coletadas, os quais estão indicados na (Fig. 5), na qual notamos que cinco espécies possuem respectivamente os maiores valores de ocorrência, *P. flavens*, *P. tristis*, *P. laevifrons*, *P. fallax* e *P. angusta*, sendo estas as espécies, então, consideradas como as dominantes (constante) na área de estudo. Já outras dez espécies possuem valores intermediários (espécies acessórias), são elas: *P. vafra*, *P. gertrudae*, *P. lucretii*, *P. oxyops*, *P. pubiventris*, *P. synarmata*, *P. eidmanni*, *P. termitobia*, *P. floricola* e *P. blumenauensis*. Por fim, as quatro espécies *P. oliveirai*, *P. schwarzmaieri*, *P. risii* e *P. longiseta* possuem os menores valores de ocorrência, quando comparados com os valores das espécies dominantes, sendo consideradas as espécie menos dominantes, ou raras, em escala local.

A espécie mais dominante *P. flavens* ocorreu em maior proporção nas coletas I e II; por outro lado, *P. tristis* predominou nas coletas III e IV. Essa interpolação de ocorrências aconteceu para outras espécies, tais como: *P. longiseta* vs. *P. fallax*; *P. tristis* versus *P. laevifrons*. Contudo, houve amostras nas quais mais de uma espécie

ocorrem, e as espécies que mais ocorreram juntamente com outras espécies foram *P. oxyops*, *P. laevifrons*, *P. pubiventris*. Ao longo das coletas a mirmecofauna de *Pheidole* foi similar, ou seja, poucas espécies foram exclusivas aos períodos estudados. O número de espécies exclusivas não foi proporcional ao número total de espécies por de coleta. Por exemplo, as espécies coletadas nas coletas I, II e IV foram similares, todavia houve espécies exclusivas na coleta III, em relação a I e II, tais como *P. risii* e *P. pubiventris*, respectivamente.

Os índices ecológicos, tais como Diversidade e Equitabilidade, aplicados à mirmecofauna de *Pheidole* total na área estudada, ao longo dos dois anos de coletas, foram ($H' = 2.338$ e $J' = 0.7941$). Quando os cálculos dos índices de diversidades foram feitos para cada evento de coleta separadamente, eles foram similares. O Índice de Shannon (H') indicou que a diversidade de espécies de formigas é diferente nos quatro eventos de coleta (I $H' = 2,833$; II $H' = 2,708$; III $H' = 3,219$ e IV $H' = 3,091$). Contudo, esse índice de diversidade mostrou uma maior diversidade nos eventos de coleta III e IV quando comparado com os I e II (Fig. 4). Esses resultados são semelhantes quando calculados através do índice de diversidade Simpson para os quatro eventos (I $D' = 0,941$; II $D' = 0,933$; III $D' = 0,960$ e IV $D' = 0,954$). Por outro lado, os índices de dominância (D) e equitabilidade (J) foram maiores para as coletas I e II (I $D = 0,051$ e $J = 0,982$; II $D = 0,064$ e $J = 0,996$, respectivamente) quando comparados com os das coletas III e IV (III $D = 0,040$ e $J = 0,938$ IV $D = 0,049$ e $J = 0,949$). Esses valores podem ser visualizados nas (Tab. II e Fig. 3), bem como suas diferenças significativas, quando calculados para as comunidades totais de *Pheidole* na área estuda (Tab. III e Fig. 4). Cinco espécies mais freqüentes, *P. fallax*, *P. flavens* e *P. tristis* possuem distribuição sazonal próxima formando um grupo com maior distribuição neste estudo. Este agrupamento foi responsável pela alta diversidade na coleta III, em função do número de espécies e da equitabilidade (Fig. 12 e Fig. 8).

Apartir do total de 19 espécies coletadas (Tab. I), através do estimador Jackknife de primeira ordem foram estimadas 25 espécies para a área de estudo. Os cálculos das estimativas das espécies mostram um maior número de espécies estimadas do que o de observadas, porém estes valores não diferem muito (Fig. 11).

Quando comparamos os quatro eventos de coletas, a análise de similaridade (ANOSIM) também apontou diferenças significativas na composição de espécies entre as assembléias de formiga durante as coletas ($r = 0.79$ e $p < 0.001$), sugerindo

que as comunidades nestas áreas são influenciadas pelos regimes estacionais de cada período de coleta. A composição das espécies, usando informações do método de coleta ordenada pelo NMDS, revelou um padrão evidente. Existe uma tendência de agrupamento das amostras coletas na I vs. II e III vs. IV coletas, indicando que esses períodos de coletas tendem à separação; no entanto, algumas amostras apresentam-se agrupadas (Fig. 11). De fato, os escalonamentos multidimensionais demonstraram que os agrupamentos de espécies de formigas na área estudada não são constituídos ao acaso.

5. Discussão

As Florestas Estacionais Semidecíduais e a Floresta Ombrófila Densa Submontana pertencem ao Bioma Mata Atlântica, um dos ecossistemas mais ameaçado no estado do Paraná (LEAL & CÂMARA 2005). Esses tipos florestas ainda têm sua mirmecofauna pouco conhecida (ULYSSEÁ & al. 2011). Dessa forma, os registros das 19 espécies de *Pheidole* nesse ecossistema contribuem para estudos sobre a diversidade, taxonomia e biogeografia da mirmecofauna paranaense, além de possibilitar a construção de políticas de conservação mais bem fundamentadas. As espécies registradas neste estudo corroboram as ocorrências em estudos anteriores realizados na região sul do Brasil (SILVA 1999, ULYSSÉA & al. 2011).

As espécies mais frequentes coletadas nesse estudo também foram as mais frequentes em outros estudos, tais como SOARES & al. (2001) e MERTL & al. (2010). As diferenças das distribuições das ocorrências de *Pheidole* por período de coleta podem ser atribuídas ao regime estacional de cada evento de coleta, pois de acordo com SHUKLA & RASTOJI (2012), as diferenças na abundância das espécies de *Pheidole* são devidas às variações sazonais. Este fato parece ser o resultado da resposta regulatória das colônias aos estímulos do ambiente. Por sua vez, HÖLLDOBLER & WILSON (1990) e ANDERSEN (1997) alegam que as espécies de *Pheidole* possuem hábitos diversificados, que as tornam tolerantes às condições adversas do meio. Entretanto, SHUKLA & RASTOJI (2012) comprovaram a regulamentação da abundância das operárias maiores e menores por colônia juntamente com as mudanças sazonais. Esses autores obtiveram uma correlação positiva entre o número dos estágios de desenvolvimento (produção da cria) das formigas para cada época do ano.

O índice de Berger-Parker, que estima a dominância usando as frequências das espécies no ambiente, foi mais alto nas coletas I e II do que nas III e IV. Consequentemente, o índice de Shannon, que estima a diversidade, foi mais baixo nas I e II quando comparado com III e IV, assim coletas mais próximas possuem uma mirmecofauna mais similar (Tab. II). Esses resultados podem estar relacionados com o comportamento das colônias de *Pheidole*, pois a maior parte tem natureza séssil, isto é, podem ter locais demarcados. Devido ao fato de diferentes espécies de formigas frequentemente requererem condições necessárias

à sua sobrevivência e reprodução, tais como locais de nidificação e alimentação entre outras (FELLERS 1987, SAVOLÄINEN & VEPSÄLÄINEN 1988). Por outro lado, *Pheidole* é o gênero mais diverso na região Neotropical (WILSON 1971) e tende a ser predominante em ecossistemas terrestres, tais como nas florestas tropicais, uma vez que há relatos de diversas espécies desse gênero possuírem boa tolerância às condições físicas do ambiente. Além disso, elas podem comumente ser observadas interagindo agressivamente umas com as outras (ANDERSEN 1991). Entretanto, conforme a abundância de espécies dominantes aumenta, menor riqueza, abundância e diversidade de outras formigas é encontrada (ANDERSEN 1992), por isso os valores de equitabilidade e dominância da primeira e segunda coleta foram maiores que da terceira e quarta coleta.

Através das iscas atrativas para o táxon estudado, 25 espécies foram estimadas, sendo 19 observadas. Desta forma, obtivemos mais de 75% da riqueza de *Pheidole* na área estudada. Desta amostragem, pelo menos três espécies obtiveram seu primeiro registro para o local pesquisado. Acreditamos que esses números poderiam ainda, ser maiores, pois nosso método não incluía coletas de espécies subterrâneas ou arbóreas, que são relativamente raras para o táxon estudado (WILSON 2003, MERTL (2010). De acordo com ALBUQUERQUE & DIEHL (2009) na comparação entre isca e pitfall, as iscas de sardinhas atraíram mais *Pheidole* que as demais. Além disso, muitos trabalhos que comparam os os tipos de iscas (DAVIDSON 1997, FEENER JR. & SCHUPP 1998, BESTELMEYER & al. 2000, YANOVIK & KASPARI 2000, KASPARI & YANOVIK 2001), apontam as iscas de sardinha como mais apropriadas às coletas de *Pheidole*.

A composição das espécies de formigas coletadas na área estudada se mostrou diferente em certos períodos devido às condições ambientais encontradas durante o período de coleta. Em um ambiente onde o estresse hídrico é um fator importante, com variações pluviométricas ou sazonalidade ambiental, podem haver mudanças na atividade das espécies de formigas, que muitas vezes resultam em conjuntos de espécies relativamente diferentes (BESTELMEYER & al. 2000b). Nesse sentido, diversos trabalhos descrevem a influência das características sazonais e estruturais dos habitats sobre a estrutura e diversidade das comunidades de formigas (BRIAN 1983, SAMWAYS 1983, CASTRO & al. 1990, RIBAS & al. 2003, SANTOS & al. 2012).

6. Conclusão

Nossos dados sugerem que, embora tenhamos coletados mais de 75% da fauna de formigas do gênero *Pheidole* em uma mata nativa do bioma Mata Atlântica, esse número ainda pode ser maior. As iscas de sardinhas são ideais ao processo de coletas para táxon estudado. A riqueza de espécies é maior nas coletas III e IV, durante as quais houve menor precipitação. A abundância de espécies dominantes diminui a riqueza, abundância e diversidade de outras espécies, por isso os valores de diversidade das coletas III e IV foram maiores que os das coletas I e II. Houve diferença na composição das espécies ao longo das coletas. A diferença significativa da composição de espécies demonstra que, de fato, essas assembleias de formigas não são constituídas de espécies distribuídas ao acaso, como sugere o modelo nulo de Whittaker (1962), ficando claro que há um conjunto de espécies compondo cada comunidade em cada período de coleta, que corresponde à cada estação do ano. Além disso, esses resultados indicam que, mesmo em espécies de um único gênero com características ecológicas similares pode existir variação considerável em suas abundâncias relativas, possibilitando a investigação mais precisa dos mecanismos que possibilitam sua coexistência.

7. Referências Bibliográficas

- ALBRECHT, M. & GOTELLI N.J. 2001: Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. - *Oecologia* 126: 134-141.
- ALBUQUERQUE, E. Z. & DIEHL, E. 2009: Análise faunística das formigas epígeas (Hymenoptera, Formicidae) em campo nativo no Planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul. - *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 398–403.
- ALONSO, L. E. & AGOSTI, D. 2000: Biodiversity studies, monitoring, and ants: An overview. In: D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso and T. R. Schultz (Eds.), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. - Washington, Smithsonian Institution Press, pp.1-8
- ANDERSEN, A. N. 1991: Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23: 575-585.
- ANDERSEN, A. N. 1992: Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *The American Naturalist* 140: 401-420.
- ANDERSEN, A. N. 1997: Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology* 1: 1- 8.
- BEATTIE, A. J. 1985: *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, New York, 187 pp.
- BESTELMEYER, B.T., AGOSTI, D., ALONSO, L.E., BRANDÃO, C.R.F., BROWN, J.W.L., DELABIE, J.H. C., SILVESTRE, R., MAJER, J.D. & SCHULTZ, T. R. 2000a. Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation, p. 122-145. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, 280 pp.
- BESTELMEYER, B.T. 2000b. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 998-1009.
- BENSON, W. & HARADA, A.Y. 1988: Local diversity of tropical and temperate ant faunas (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Amazonica* 18: 275-289.

- BIHN, J.H., VERHAAGH, M., BRANDLE, M. & BRANDL, R. 2008: Do secondary forests act as refuges for old-growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation* 141: 733-743.
- BIHN, J.H., GEBAURER, G. & BRANDL, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91: 782-792.
- BRANDÃO, C.R.F.; SILVESTRE, R. & REIS-MENEZES, A. 2000: Influência das interações comportamentais entre espécies de formigas em levantamentos faunísticos em comunidades de cerrado. *Oecologia Brasiliensis* 8: 371-403.
- BRIAN, M.V. 1983. Social insects: ecology and behavioral biology. London, Chapman and Hall, 377p.
- BROOKS, T., FONSECA, G. A. B. & RODRIGUES, A. S. L. 2004: Species, data, and conservation planning. *Conservation Biology* 18: 1682-1688.
- BRÜHL, C.A., UNSALAN, G.G.. & LINSSEMAR, K. E. 1998: Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14: 285-297.
- BÜCHS, W. 2003: Biodiversity and agri-environmental indicators-general scopes and skills with special reference to the habitat level. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 35-78.
- CALDAS. A. & MOUTINHO, P. R. S. 1993: Composição e diversidade da fauna de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em áreas sob remoção experimental de árvores na Reserva de Linhares, ES, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 37: 299- 305.
- CASTRO, A. G., QUEIROZ M. V. B. & ARAÚJO, L. M. 1990: O papel do distúrbio na estrutura de comunidades de formigas (Hymenoptera-Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34: 201-213.
- COLWELL, R. 2001. User's guide to EstimateS <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CHRISTIANINI, A. V., MAYHÉ-NUNES, A. J., & OLIVEIRA, P.S. 2012: Exploitation of Fallen Diaspores By Ants: Are There Ant-Plant Partner Choices? *Biotropica* (in press).
- DAVIDSON, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23: 153-181.
- DELABIE, J. H. C., PAIM, V. R. L. M., NASCIMENTO, I. C., CAMPIOLO, S. & MARIANO, C. S. F. As formigas como indicadores biológicos do impacto

- humano em manguezais da costa sudeste da Bahia. *Neotropical Entomology*, v. 35, n. 5, p. 602-615, 2006.
- DELABIE J.H.C., JAHYNY B., NASCIMENTO I.C., MARIANO C.S.F., LACAU S., CAMPIOLO S., PHILPOTT S.M. & LEPONCE M. 2007: Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brasil. *Biodiversity and Conservation* 16: 2359–2384.
- DIRZO, R. & RAVEN, P.H. 2003: Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.
- FEENER, JR. D.H. & SCHUPP E. W. 1998: Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of Neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116: 191-201.
- FELLERS, J. H. 1987: Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466–78.
- FERRETTI, A.R. & BRITEZ, R. M. 2006: Ecological restoration carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. *Journal of Nature Conservation* 14: 249-259.
- FREITAS, A. V. L., FRANCINI, R. B. & BROWN-JR., K. S. 2003: Insetos como indicadores ambientais. In: CULLEN JR. L.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PÁDUA, C. (Eds.). *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Curitiba, UFPR, 125-151 pp.
- FOLGARAIT, P. J. 1998: Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- GENTRY, A. H. 1992: Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19-28.
- HODKINSON, I. D. & Casson, D. 2008: A lesser predilection for bugs: Hemiptera (Insecta) diversity in tropical rain forests. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 101-109.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 732 pp.
- IPARDES (INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONOMICO E SOCIAL) & IBAMA (INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS). 1990: *Macrozoneamento da APA de Guaraqueçaba*. - Volume 1, 54 pp.

- JOLY, C. A.; LEITÃO-FILHO, H. DE F. SILVA, S. M. 1990: O patrimônio florístico – the floristic heritage. IN: Câmara, G., Coord. Mata Atlântica – Atlantic Rain Forest. São Paulo, Editora Index/Fundação S. O. S. Mata Atlântica: 95-125p.
- KASPARI, M. 1996: Litter ant patchiness at the 1m² scale: Disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107: 265-273.
- KASPARI, M. & YANOVIK, S. P. 2001: Bait use in tropical litter and canopy ants—evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica* 33: 207–211.
- KASPARI M (2004) Using the Metabolic Theory of Ecology to predict global patterns of abundance. *Ecology* 85:1800–1802.
- LASSAU, S. A. & HOCHULI, D. F. 2004: Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27: 157-164.
- LEAL C. G. & CÂMARA I. G. 2005: Mata Atlântica : biodiversidade, ameaças e perspectivas. São Paulo : Fundação SOS Mata Atlântica — Belo Horizonte : Conservação Internacional. 472 pp.
- LEWINSOHN, T. M., Freitas, A. V. L. & Prado, P. I. 2005. Conservation of terrestrial invertebrates and their habitats in Brazil. *Conservation Biology* 19: 640-645.
- LEVEY, D. J. & BYRNE, M. M. 1993: Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- LIEBSCH, D., MARQUES, M. C.M. & GOLDENBERG, R. 2008: How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141: 1717 – 1725.
- LOBRY DE BRUYN, L.A. & CONACHER, A. J. 1990: The role of termites and ants in soil modification: A review. *Australian Journal of Soil Research* 28: 55-93.
- LONGINO, J. 2000: What to do with the data. In: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L. E. & SCHULTZ, T. R. (Ed.). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington: Smithsonian Institution, 186-203 pp.
- LONGINO, J.T. 2009. Additions to the taxonomy of new World *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 2181: 1–90.
- MAGURRAN, A. E., 2004, *Measuring biological diversity*, Blackwell Publishing: Oxford, UK. 256 p.
- MERTL, A. L., SORENSON, M. D. & TRANIELLO, J. F. A. 2010: Community-level interactions and functional ecology of major workers in the hyperdiverse ground-

- foraging Pheidole (Hymenoptera, Formicidae) of Amazonian Ecuador. *Insectes Sociaux* 57: 441–452.
- PFEIFFER, M., CHIMEDREGZEN, L. & ULYKPAN, K. 2003: Community organization and species richness of ants (Hymenoptera/Formicidae) in Mongolia along an ecological gradient from steppe to Gobi desert. *Journal of Biogeography* 30:1921–1935.
- PIMM, S.L. & RAVEN, R. 2000: Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- PIMM, S.L., RUSSELL, G.J., GITTLEMAN, J.L. & BROOKS, T.M. 1995: The Future of Biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- PHILPOTT, S. M. & ARMBRECHT, I. 2006: Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31: 369-377.
- PORTER, S. D. & SAVIGNANO, D. A. 1990: Invasion of polygyne fire ants decimates native ants disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2005: R A language and environment for statistical computing. Austria.Vienna: RFoundation for Statistical Computing. - ISBN 3-900051-00-3. URL <http://www.R-project.org>.
- RIBAS, C. R., SCHOEREDER J. H., PIC M. & SOARES, S. M. 2003: Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314.
- RIBAS CR & SCHOEREDER JH. 2007. Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity and Conservation* 16: 1511-1520.
- SAMWAYS, M. J. 1983. Community structure of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a series of habitats associated with citrus. *Journal Applied Ecology* 20: 833-847.
- SANTOS S. R. Q.; VITORINO M. I.; HARADA A. Y.; SOUZA A. M. L. & SOUZA E. B. 2012. A RIQUEZA DAS FORMIGAS RELACIONADA AOS PERÍODOS SAZONAIS EM CAXIUANÃ DURANTE OS ANOS DE 2006 E 2007. *Revista Brasileira de Meteorologia* 27: 307 - 314.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51:135-155.

- SCHMIDT K., CORBETTA, R. & CAMARGO, A. J. 2005. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) da Ilha João da Cunha, SC: composição e diversidade. *Biotemas* 18: 57-71.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, 117 pp.
- SHULKA R. K. & N. RASTOGI. 2012: Seasonal Variation in the population structure of the dimorphic ant, *Pheidole* sp. (Hymenoptera: Formicidae) Colonies. *Journal of Experimental Zoology Índia* 15: 227-231.
- SILVA, R. R. 1999. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) do oeste de Santa Catarina: Histórico de coletas e lista atualizada das espécies do Estado de Santa Catarina. *Biotemas* 12: 75–100.
- SILVA, R. R. D., BRANDÃO, C. R. F. & SILVESTRE, R. 2004: Similarity Between Cerrado Localities in Central and Southeastern Brazil Based on the Dry Season Bait Visitors Ant Fauna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39: 191-199.
- SILVEIRA NETO, S., O. NAKANO, D. BARBIN & N.A. VILLA NOVA. 1976. *Manual de ecologia dos insetos*. Piracicaba, Ed. Agronômica Ceres, 419p.
- SMITH, M.A., FISHER, B.L. & HEBERT, P.D.N. 2005: DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: the ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 360: 1825-1834.
- SOARES, S. M., SCHOEREDER, J. H. & SOUZA, O. 2001: Processes involved in species saturation of ground-dwelling ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Austral Ecology* 26: 187–192.
- SPVS (SOCIEDADE DE PESQUISA EM VIDA SELVAGEM E EDUCAÇÃO AMBIENTAL). 1999: Plano de manejo para as unidades de conservação da “Área particular protegida Morro da Mina” vol. 2 – Planejamento estrutural e operativo da propriedade. - VERSÃO PRELIMINAR -. Curitiba, SPVS. Relatório não publicado.
- TAVARES, A. A, BISPO, P. C. & ZANZINI, A. C. S. 2001: Comunidades de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de *Eucalyptus cloeziana* (F. Muell) de vegetação nativa numa área de cerrado. *Revista Brasileira de Entomologia* 45: 251- 256.

- TONHASCA JR. A. 2005. Ecologia e história natural da Mata. Atlântica. Ed. Interciência Ltda, Rio de Janeiro, Brasil, 198p.
- ULYSSÉA, M. A., CERETO CARLOS E., ROSUMÉK FÉLIX B., SILVA R. R. & LOPES B. C. 2011. Updated list of ant species (Hymenoptera, Formicidae) recorded in Santa Catarina State, southern Brazil, with a discussion of research advances and priorities. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 26-56.
- VASCONCELOS, H. L., VILHENA, J. M. S., FACURE, K. G., ALBERNAZ, A. L. K. M. 2010: Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography* 37: 432-440.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 123p.
- WALKER, B. 1995: Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.
- WILSON, E. O. 1971: The insect societies. Cambridge: Harvard University Press, 548 pp.
- WIESCHER, P.; PEARCE-DUVE, J.C. & FEENER D.JR. 2011. Environmental context alters ecological trade-offs controlling ant coexistence in a spatially heterogeneous region. *Ecological Entomology* 36: 549–559
- WILSON, E. O. 1971. The Insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, M A. 548p.
- WILSON, G. 1976: The systematics and evolution of Haplomunna and its relatives (Isopoda, Haplomunnidae, new family). *Journal of Natural History* 10: 569–580.
- WILSON, E. O. 2003: *Pheidole* in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 794 pp.
- YANOVIK, S. P., Kaspari, M. 2000: Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89: 259-266.

8. Apêndices

Capítulo II

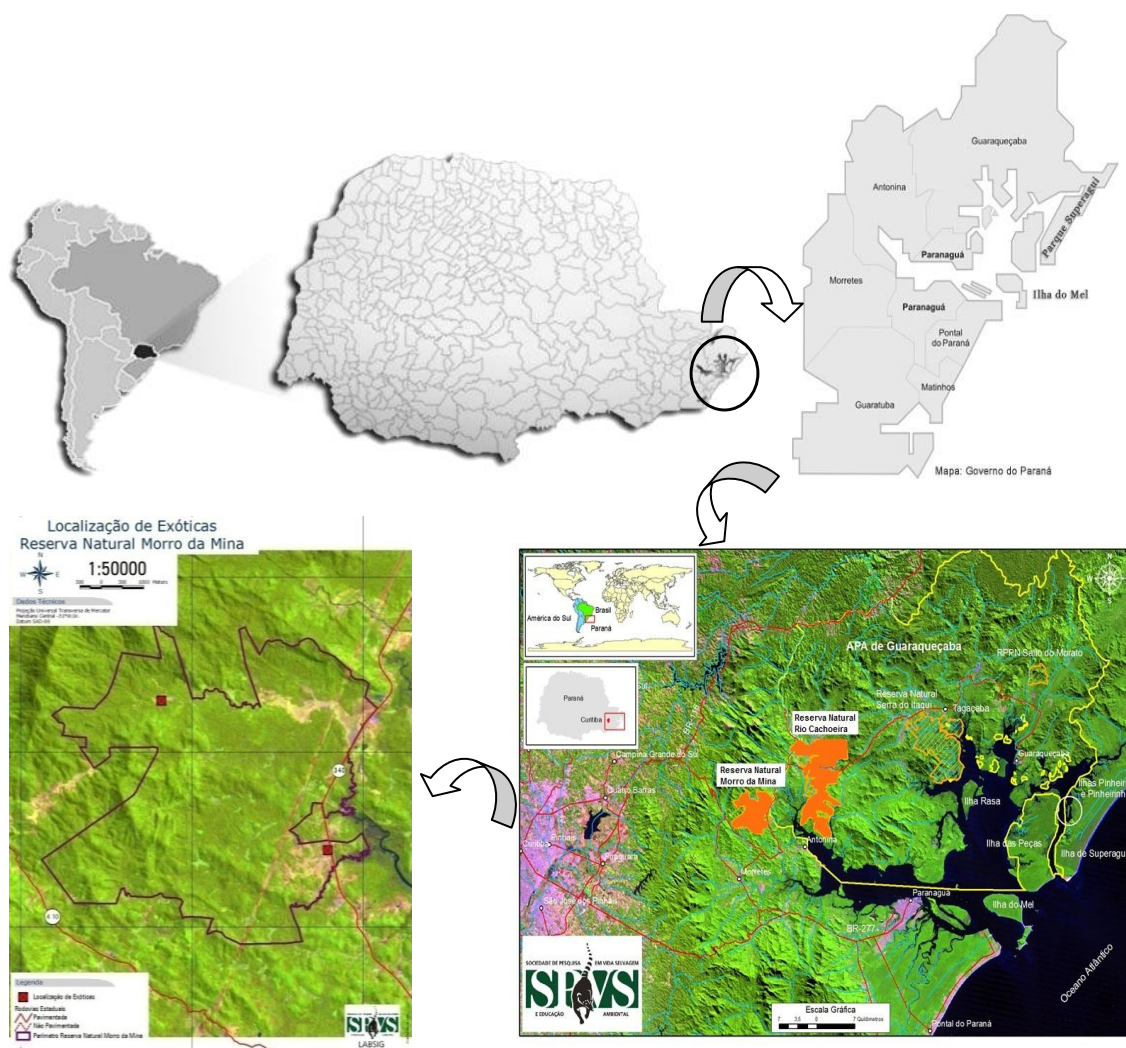


Figura 1. Mapa da área de estudo durante os anos de 2009 a 2011 no Morro da Mina, Antonina – PR, Brasil.

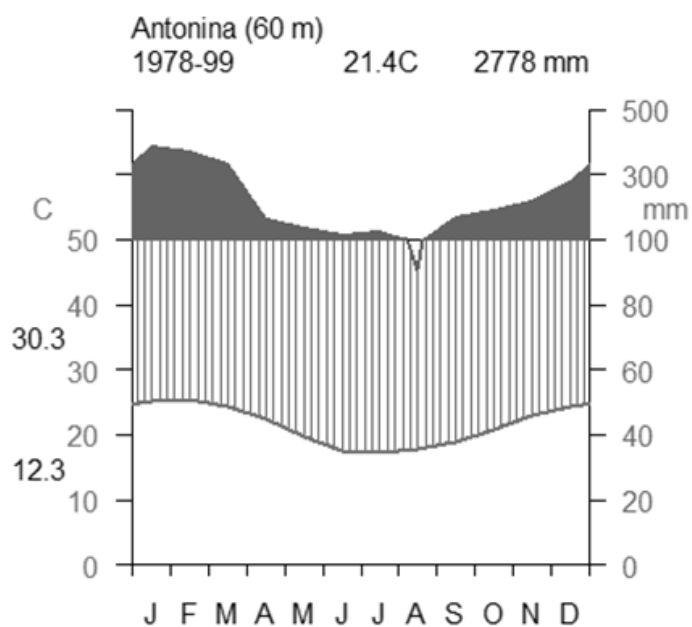


Figura 2. Climograma da área de estudo em Antonina, Paraná, Brasil (Fonte: IAPAR, 2011).

Tabela I: Número de espécies de *Pheidole* coletadas em Mata Atlântica ao longo dos anos de 2009 a 2011.

Gênero	Espécies	Coletas				Fi	%	
		I	II	III	IV			
<i>Pheidole</i>								
	<i>angusta</i> Forel, 1908.	80	115	281	242	4	21.0	y
	<i>blumenauensis</i> Kempf, 1964.	0	0	41	40	2	10.5	w
	<i>eidmanni</i> Menozzi, 1926.	33	29	33	53	4	21.0	y
	<i>fallax</i> Mayr, 1870.	225	274	352	365	4	21.0	y
	<i>flavens</i> Roger, 1863.	540	539	416	433	4	21.0	y
	<i>floricola</i> Wilson, 2003.	23	21	12	49	4	21.0	y
	<i>gertrudae</i> Forel, 1886.	14	50	134	212	4	21.0	y
	<i>laevifrons</i> Mayr, 1887.	466	350	203	332	4	21.0	y
	<i>longiseta</i> Wilson, 2003.	36	0	23	14	3	15.7	w
	<i>lucretii</i> Santschi, 1923.	54	83	65	97	4	21.0	y
	<i>oliveirai</i> Wilson, 2003.	19	5	7	31	4	21.0	y
	<i>oxyops</i> Forel 1908.	25	39	79	63	4	21.0	y
	<i>pubiventris</i> Mayr 1887.	0	0	59	132	2	10.5	w
	<i>risii</i> Forel 1892.	0	0	30	0	1	5.2	z
	<i>schwarzmaieri</i> Borgmeier 1939.	20	10	20	4	4	21.0	y
	<i>synarmata</i> Wilson, 2003.	0	2	93	58	3	15.7	w
	<i>termitobia</i> Forel 1901.	0	0	63	45	2	10.5	w
	<i>tristis</i> F. Smith, 1858.	132	393	549	622	4	21.0	y
	<i>vafra</i> Santschi, 1923.	20	32	54	319	4	21.0	y

(F) Frequência relativa (%);acidental (z), acessória (w) e constante (y)

Tabela II. Índices ecológicos às espécies de Simpson (D'), Shannon (H'), Berger-Parker e Pielou (J') determinados aplicados aos gêneros de *Pheidole* amostrados por coletas durante os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

Definição	Índices	Período de coletas				
		I	II	III	IV	Variação
Similaridade	Simpson (D) ¹	0,941	0,933	0,960	0,954	0-1
Diversidade	Shannon(H) ²	2,833	2,708	3,219	3,091	0-5
Dominância	Berger-Parker ³	0,051	0,064	0,040	0,049	0-1
Equitabilidade	Pielou (J') ⁴	0,982	0,996	0,938	0,949	0-1

1- Estima a diversidade de espécies

2- Estima a diversidade de espécies, considerando as espécies raras.

3- Estima a dominância a partir da frequência das espécies presentes no ambiente.

4- Mede a proporção da diversidade observada em relação à máxima diversidade esperada.

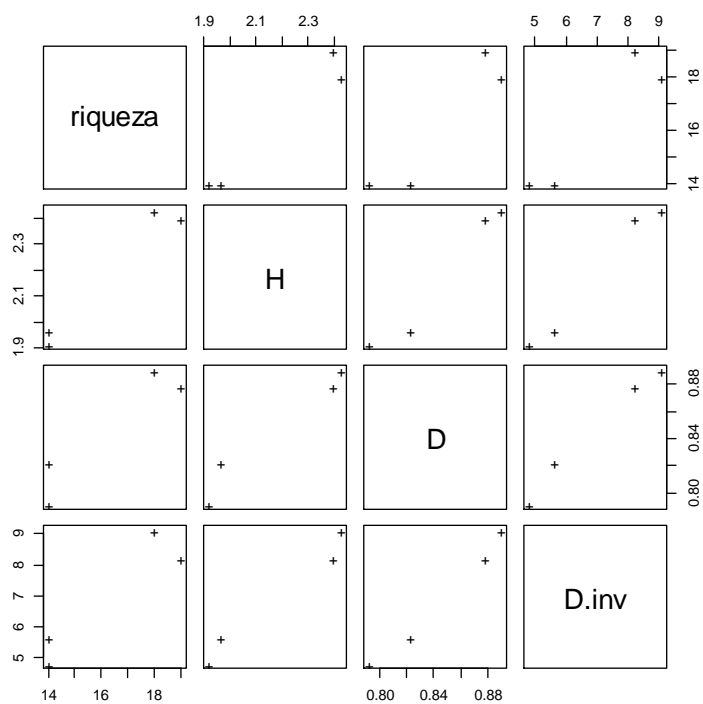


Figura 3. Correlação entre Riqueza e Diversidade. Valores dos índices ecológicos aplicados para as assembléias de *Pheidole* totais estudadas ao longo dos dois anos de coletas na Reserva Natural Morro da Mina, PR.

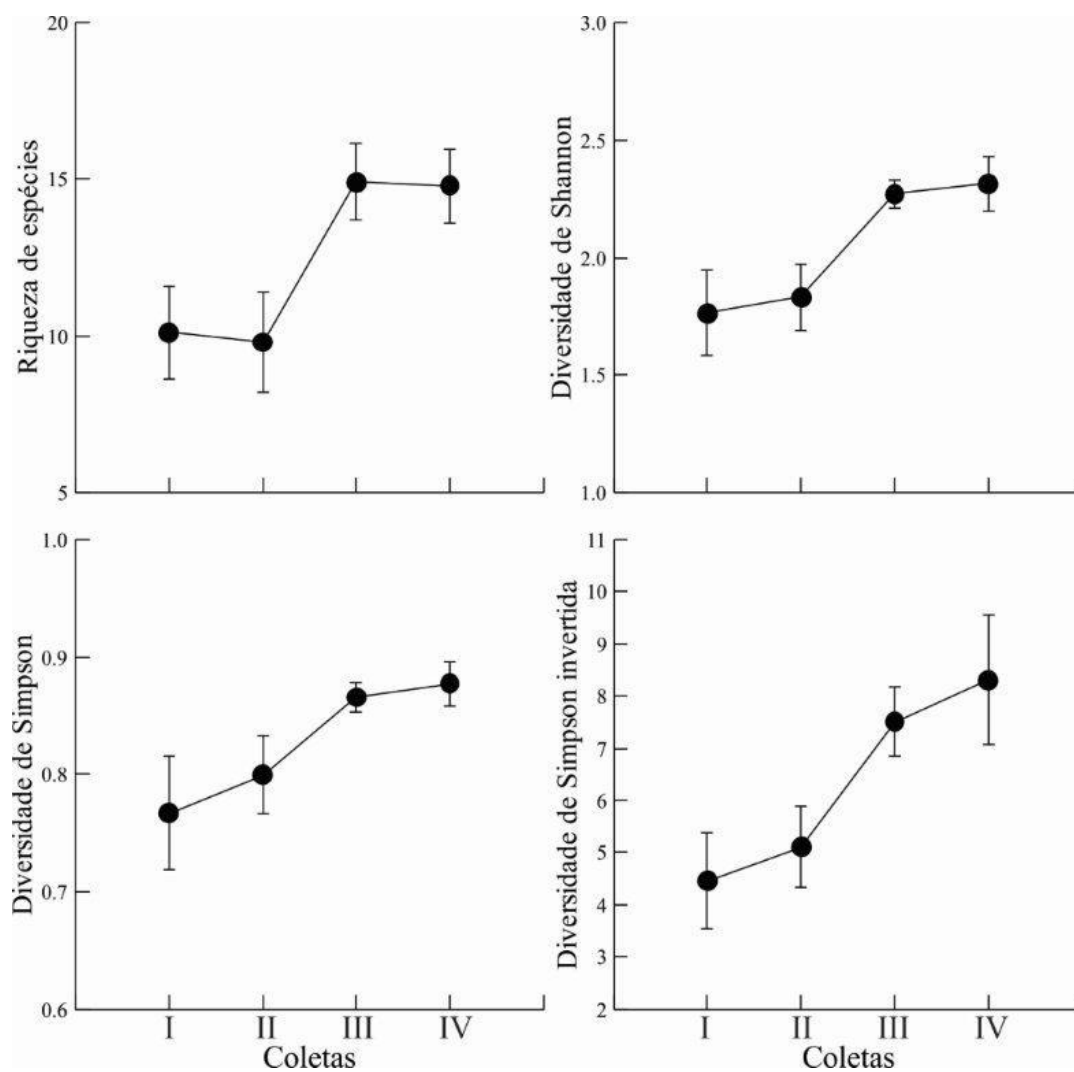


Figura 4. Valores médios com intervalo de confiança para os índices ecológicos aplicados na comunidade total estudada ao longo dos dois anos de coletas.

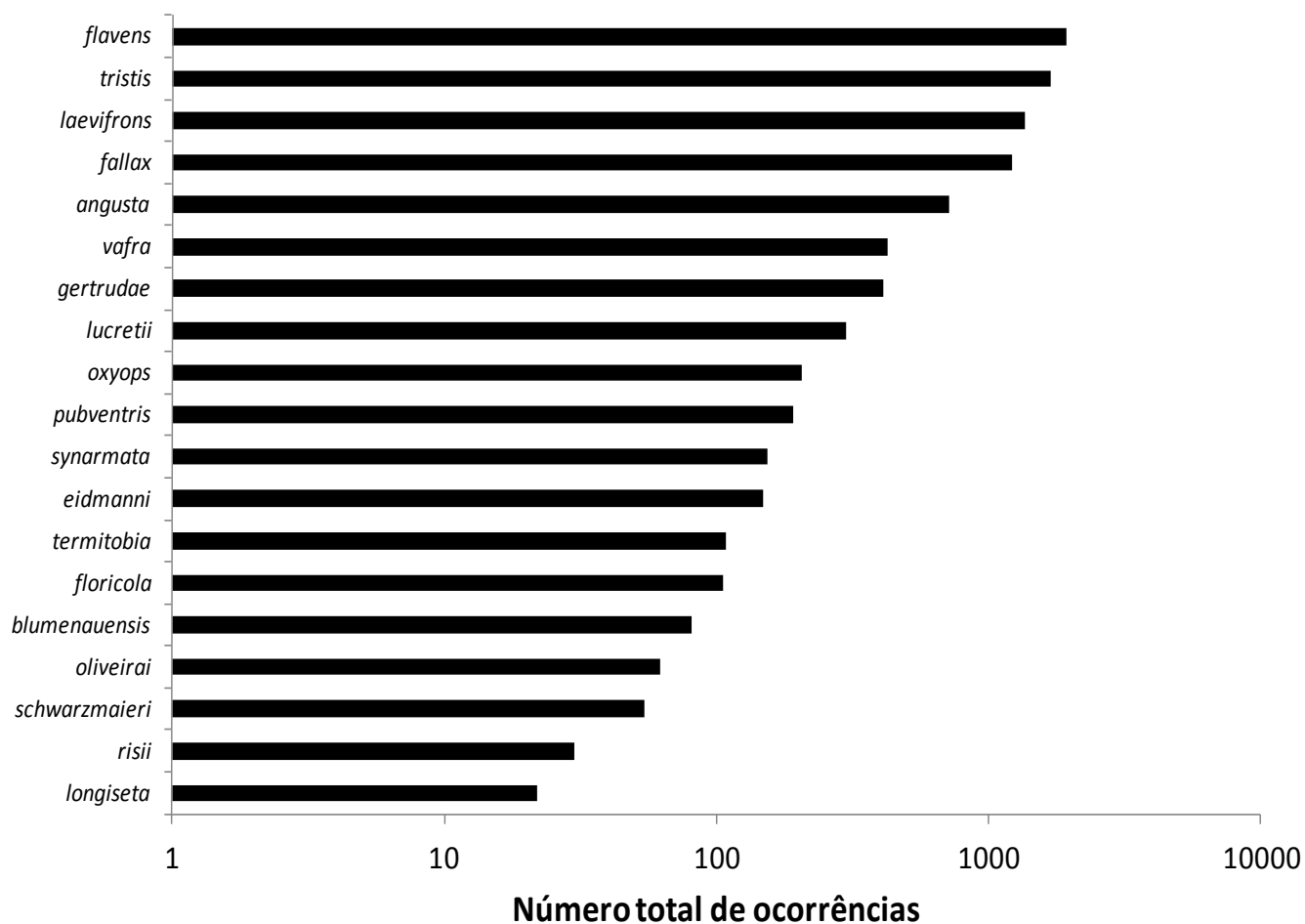


Figura 5. Ocorrências (log) totais das espécies de *Pheidole* coletadas no Morro da Mina, PR no período de outubro de 2009 a abril de 2011.

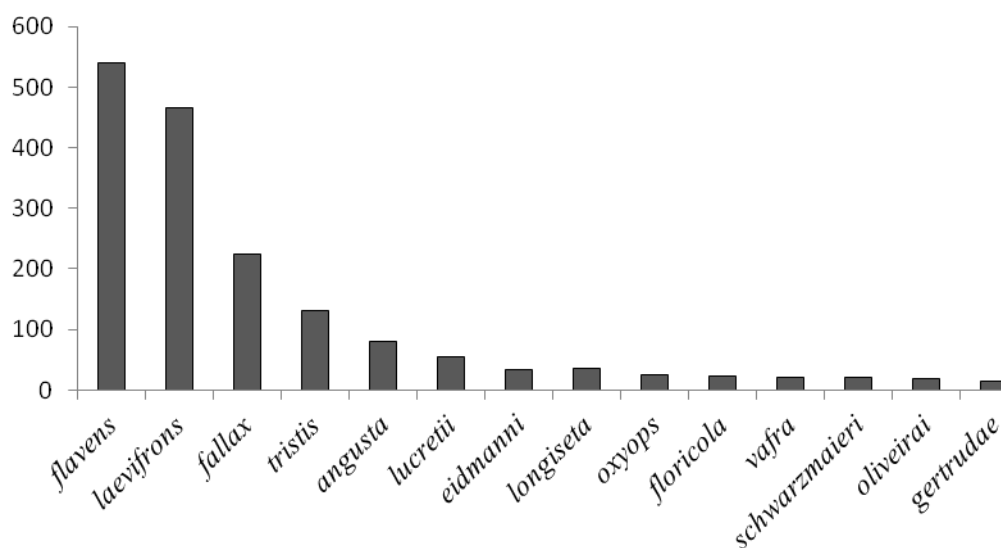


Figura 6. Frequências de espécies de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Outubro de 2009.

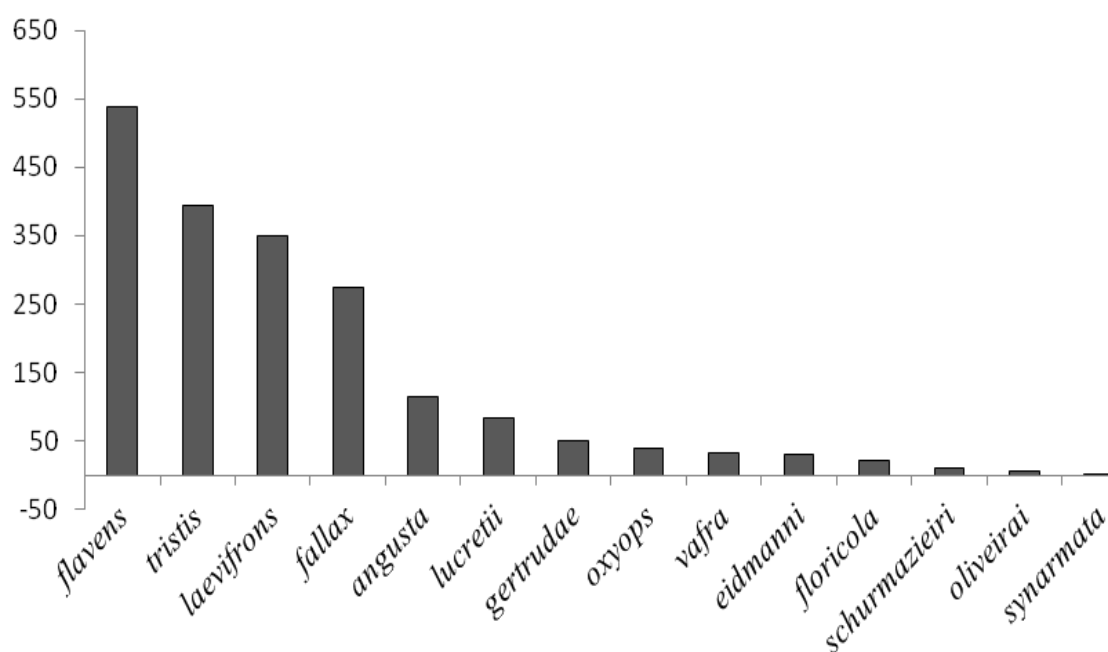


Figura 7. Frequências de espécies de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Abril de 2010.

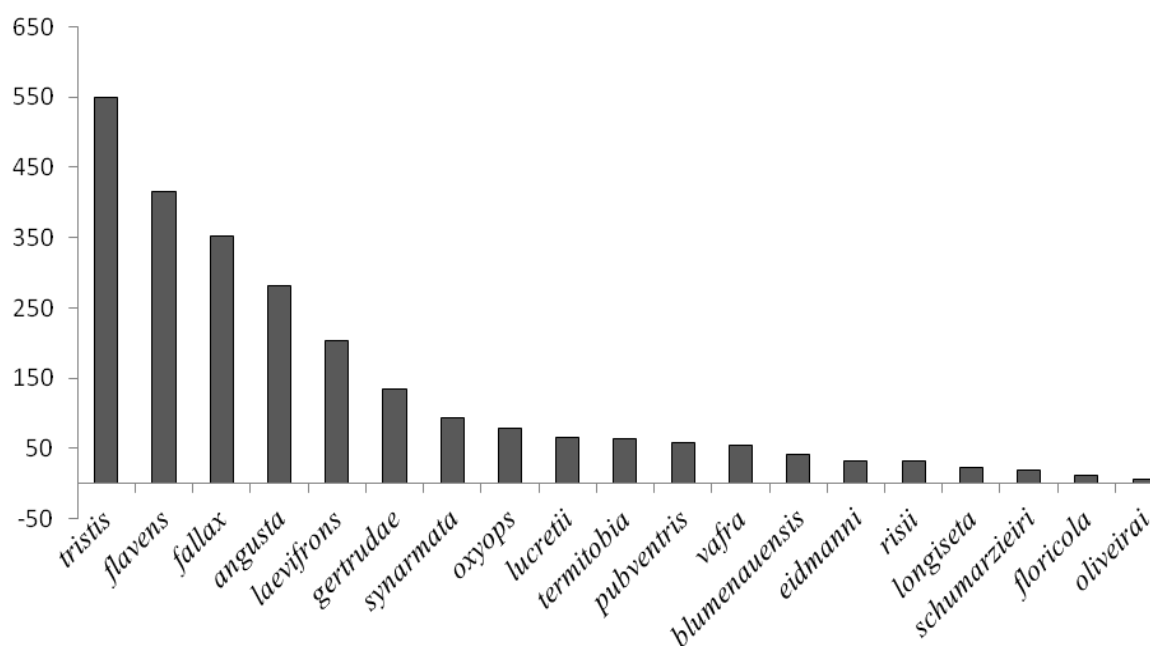


Figura 8. Frequências de espécies de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Outubro de 2010.

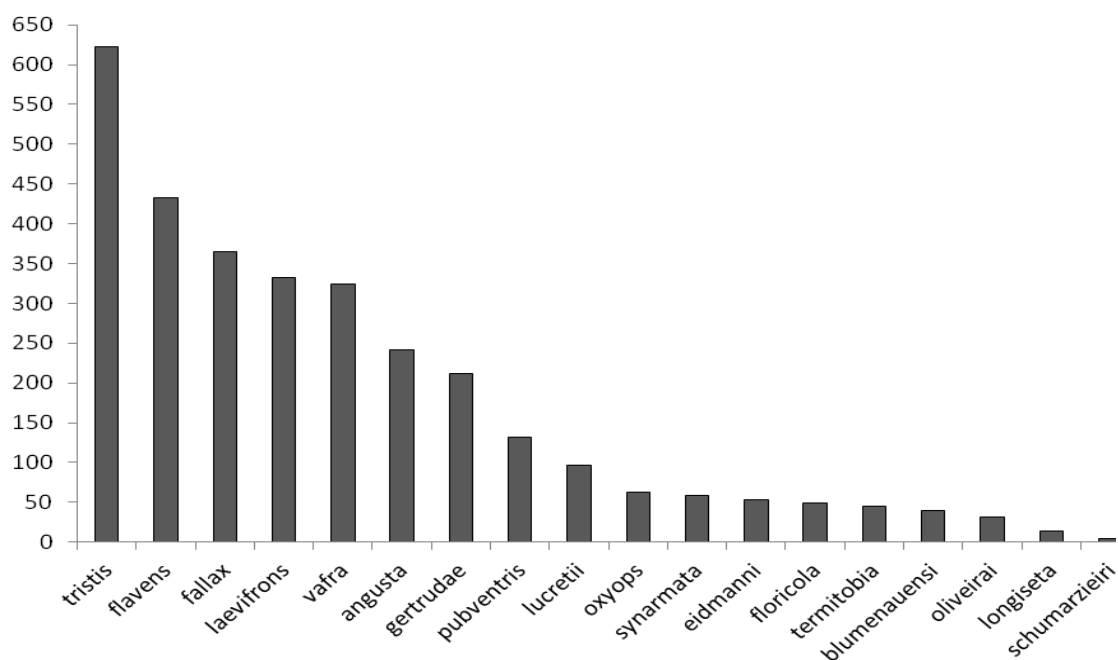


Figura 9. Frequências de espécies de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em Mata Atlântica, PR, Brasil em Abril 2011.

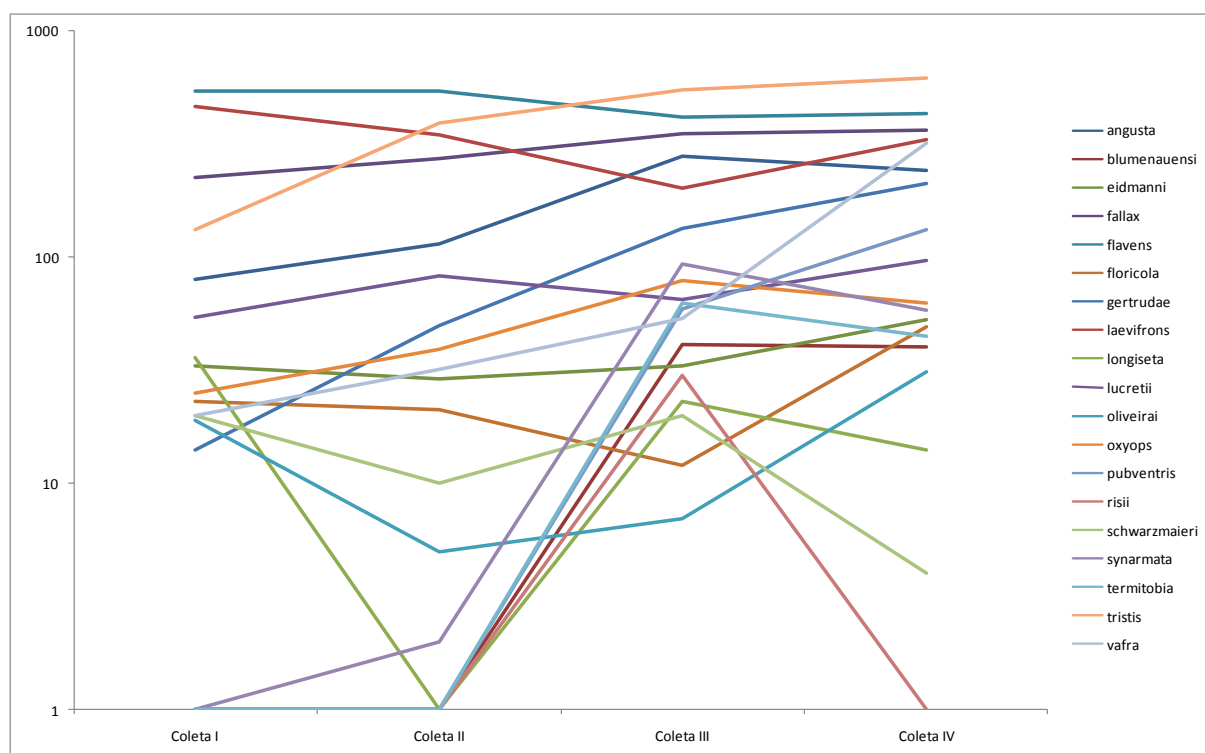


Figura 10. Frequências das espécies de *Pheidole* ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

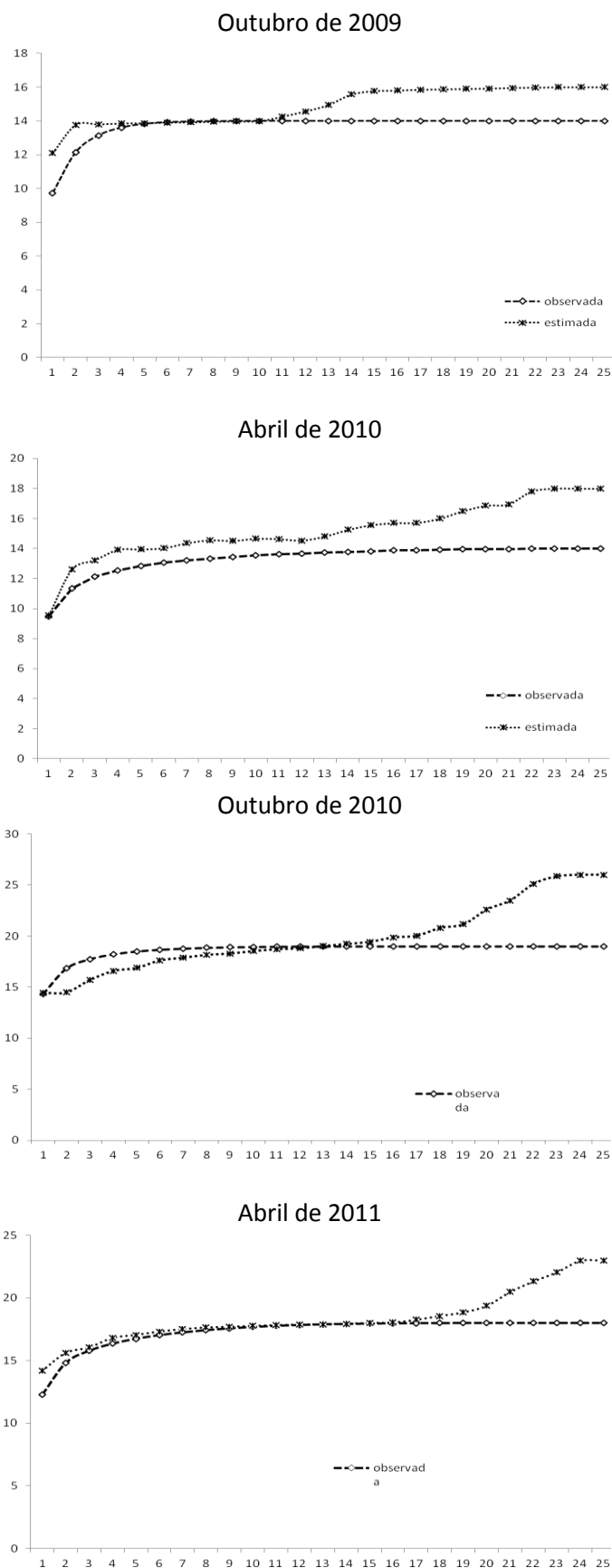


Figura 11. Curvas cumulativas dos números de espécies de *Pheidole* observadas e espécies estimadas para os quatro eventos de coleta. Método não-paramétrico Jackknife de primeira ordem empregando-se 100 aleatorizações (EstimateS).

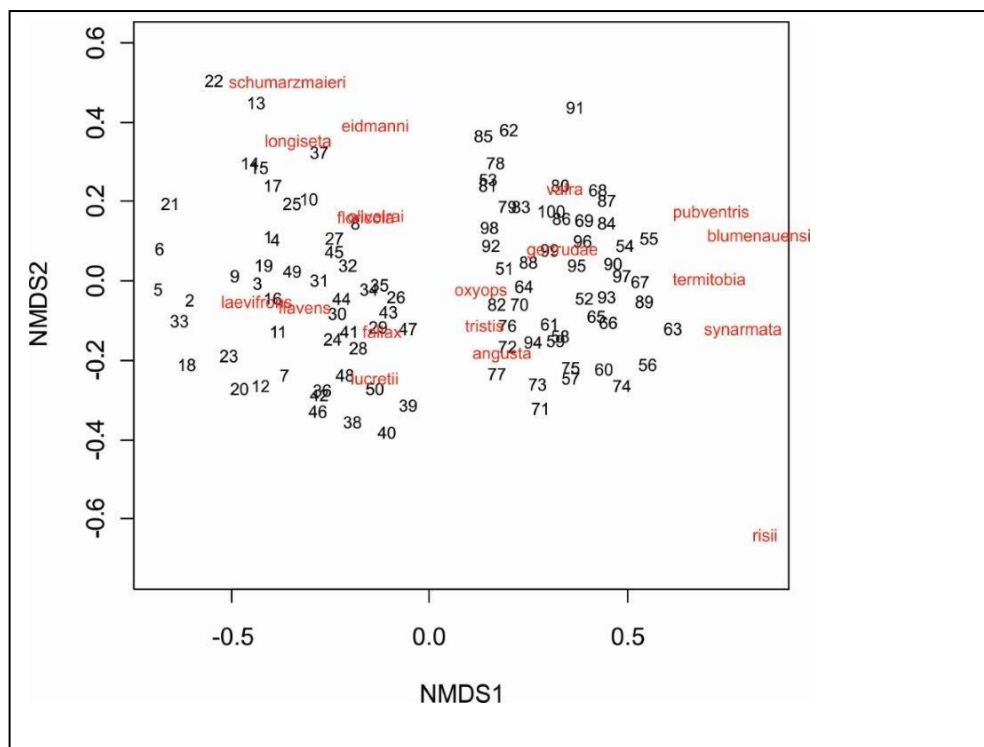


Figura 12. Ordenação em duas dimensões através do Escalonamento Multidimensional (NMDS) conforme a composição de espécies de formigas do gênero *Pheidole* usando-se o índice de similaridade Bray Curtis. As amostras foram obtidas em quatro eventos de coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, Antonina PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

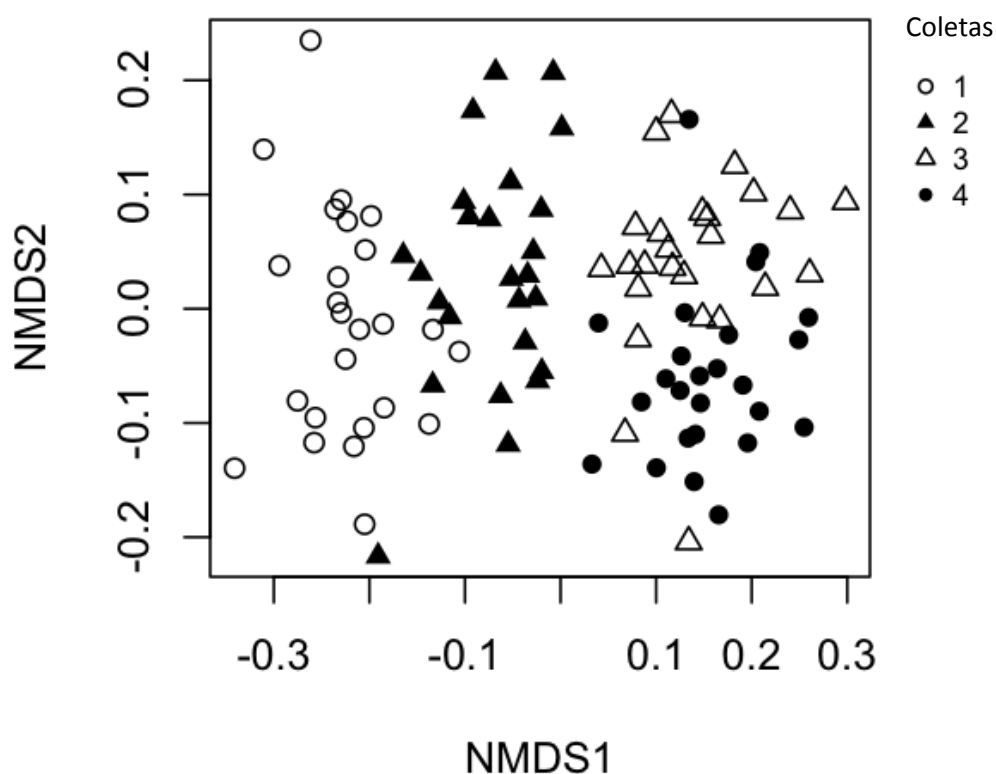


Figura 13. Ordenação de Escalonamento Multidimensional (NMDS) em duas dimensões ($r^2 = 0,383$; $F = 60,84$ e $p < 0,001$) das amostras conforme a composição de espécies de formigas do gênero *Pheidole* por evento de coleta. Foi utilizado o índice de similaridade Bray Curtis para as quatro coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, Antonina PR no período de outubro de 2009 a abril de 2011.



Figura 14. Visão frontal e lateral das operárias de *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmicinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P. risii*, *P. tristis*, *P. eidmanni*, *P. longiseta*, *P. laevifrons*, *P. pubiventris*, *P. vafra*, *P. fallax*, *P. oxyops*, *P. termitobia*, *P. floricola*, *P. oliveirai*.



Figura 14.1. Visão frontal e lateral das operárias menores *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmicinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P. blumenauensis*, *P. schwarzmaieri*, *P. lucretii*, *P. gertrudae*, *P. angusta*, *P. flavens*, *P. synarmata*.

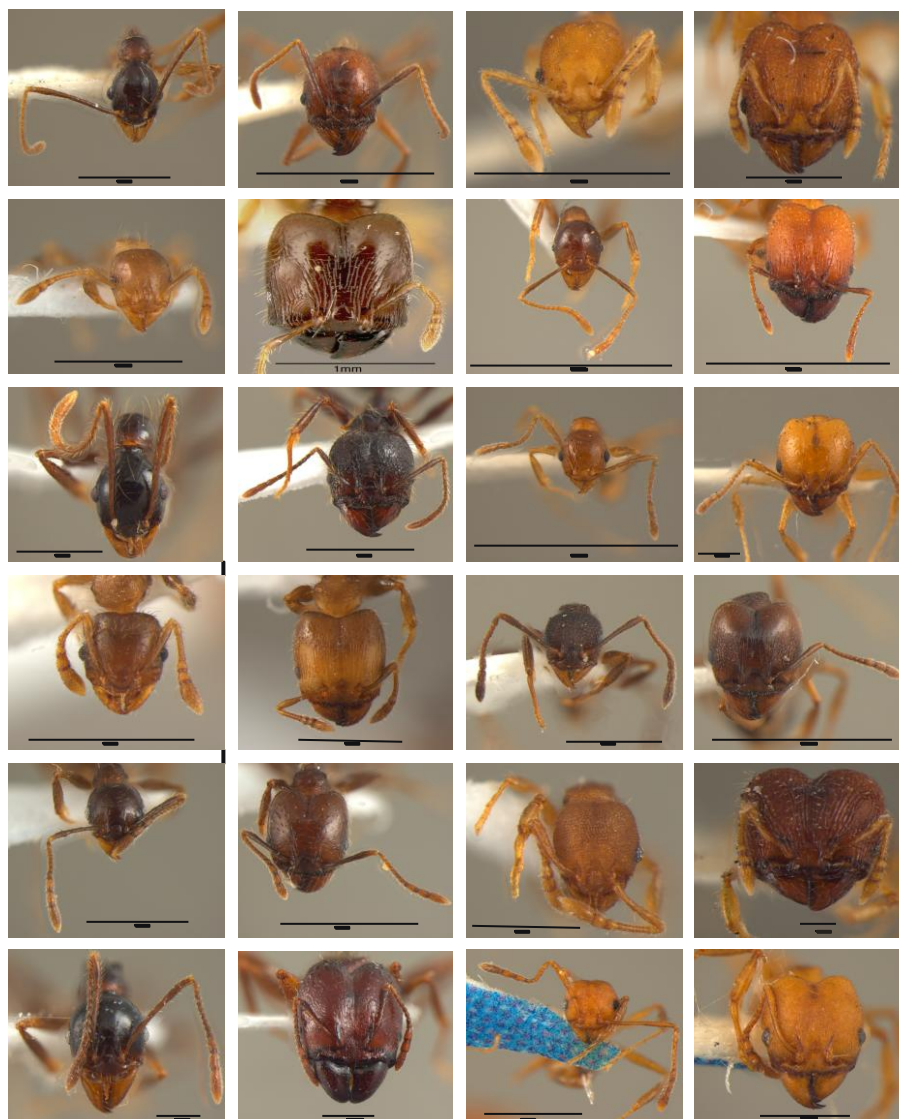


Figura 15. Visão frontal das operárias menores e maiores de *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmicinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P. blumenauensis*, *P. tristis*, *P. synarmata*, *P. schwarzmaieri*, *P. lucretii*, *P. angusta*, *P. flavens*, *P. risii*, *P. eidmanni*, *P. termitobia*, *P. longiseta*, *P. laevifrons*.



Figura 15.1. Visão frontal das operárias menores e maiores de *Pheidole* Westwood (Formicidae:Myrmecinae). De cima para baixo e da esquerda para direita: *P. pubiventris*, *P. vafra*, *P. fallax*, *P. oxyops*, *P. floricola*, *P. oliveirai*.

Capítulo III

Dinâmica espaço-temporal de colônias de *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmicinae) em escala local

Dinâmica espaço-temporal de colônias de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) em escala local

Resumo

O gênero *Pheidole* é conhecido por sua hiperdiversidade, com mais de 1000 espécies distribuídas em todo o planeta. O conhecimento da ecologia de suas espécies representa um considerável avanço, não só para a mirmecologia, mas também para o entendimento da organização de comunidades hiperdiversas. Contudo, apesar de sua grande importância ecológica, pouco se sabe sobre os mecanismos que permitem a coexistência local de espécies de *Pheidole*. Uma abordagem pouco explorada para elucidar estes mecanismos é a análise da distribuição espaço/temporal de suas colônias. O objetivo do presente estudo foi investigar a distribuição de colônias de *Pheidole* em escala local em mata nativa da Floresta Atlântica do sul do Brasil. Foram realizadas quatro coletas na Reserva Natural Morro da Mina, uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) localizada na Área de Proteção Ambiental (APA) em Antonina-PR e pertencente à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS). As coletas foram realizadas em um grid de 25 X 25 m, que foi dividido em quadrados de 0,25 X 0,25 m². Em cada vértice dos quadrados instalou-se uma armadilha, totalizando 10.000 pontos amostrais em cada evento de coleta. Cada armadilha consistia de 1 tubo Eppendorf de 2 mL, contendo aproximadamente 10 gramas de isca preparada a partir de sardinhas enlatadas. Análises dos índices de dispersão (razão variância/média (I), índice de Morisita (I_{δ}) e expoente k da distribuição binomial negativa) evidenciaram uma distribuição agregada para a maioria das espécies. Entretanto, houve espécies cuja distribuição variou de acordo com a época do ano e com os demais métodos utilizados, tais como diferentes tamanhos de *quadrat*. Entre as três distribuições de probabilidades estudadas (Poisson, binomial positiva e negativa), a distribuição binomial negativa apresentou o melhor ajuste à distribuição espacial das espécies, como *P. fallax*, *P. flavens* e *P. tristis*, que apresentaram uma maior dominância e elevado nível de agregação. O Índice de Moran indicou que a maioria das espécies estudadas possuem uma autocorrelação espacial positiva. As análises de coocorrência através de matrizes de presença e ausência apontaram indícios de competição espacial. Desta forma, a distribuição

agregada em escala local pode diminuir a oportunidade de competição e potencialmente promover a coexistência local.

Palavras-chave: competição, coocorrência, distribuição agregada, índice de Moran.

Abstract

Pheidole is known for its hyperdiversity, with more than 1,000 species distributed across the World. The knowledge of the ecology of their species represents a considerable advance, not only for myrmecology, but also for the understanding the organization of hyperdiverse communities. Despite its great ecological importance, little is known about the mechanisms that allow the local coexistence of *Pheidole* species. An unexplored approach/aiming to elucidate these mechanisms is through analysis of distribution on the space and time of their colonies. Therefore, the aim of this study was to investigate the distribution of *Pheidole* colonies at a local scale in the Atlantic Forest in southern Brazil. Four collections were carried out in the Morro da Mina Natural Reserve, a Private Reserve of Natural Heritage, located in the Area of Environmental Protection, in Antonina, PR. Samples were collected on a 0.25 X 0.25 m² grid divided into 0.25-m² squares. In each vertex of each square, a trap was installed, totaling 10,000 sample points for each sampling event. Each trap consisted of one Eppendorf tube of 2 mL, containing nearly 10g of bait prepared from canned sardines. The analysis of the dispersion index (variance/mean relationship (I), index of Morisita (I_δ) and k exponent of negative binomial distribution) showed that the majority of the species presented aggregated distribution. However, there were species whose distribution varied with the time of the year and with other methods, such as, different quadrat sizes. Among the three distributions of probabilities studied (Poisson, positive binomial and negative binomial), the negative binomial distribution was the best model to fit the species spatial distribution, as *P. fallax*, *P. flavens* e *P. tristis*, that had a high dominance and level of aggregation. Moran's index indicated that most species have a positive spatial autocorrelation. Cooccurrences analysis, through presence and absence matrices, by gathering event showed a evidence of competition/avoidance spatial. Thus, the aggregate distribution on a local scale, reduces the opportunity for competition promoting coexistence site.

Key-words: aggregate distribution, competition, cooccurrence, Moran's index.

1. Introdução

O estudo da origem e manutenção da biodiversidade nas últimas décadas tem abordado algumas questões intrigantes. Como explicar a grande diversidade de vida que vemos ao nosso redor? Por que e como a evolução ocorre em certas direções e não em outras? Entender questões como essas são de grande relevância, devido aos esforços para proteger a biodiversidade e os processos mantenedores no futuro. Contudo, boa parte do foco dos estudos sobre biodiversidade foram realizados em ilhas. Alguns exemplos são os estudos sobre os tentilhões em Galápagos (GRANT & GRANT 2003), os pássaros sugadores de néctar (Fringillidae: Drepanidinae) (PRATT 2005), *Drosophila* (Drosophilidae: Drosophilinae) no Hawaii (KANESHIRO 1988), *Anolis* (Polychrotidae: Polychrotinae) no Caribe (LOSOS & al. 1998), e comunidades de peixes ciclídeos (*Gasterosteus aculeatus*) em lagos africanos (KORNFIELD & SMITH 2000, BELL 2010). No entanto, a maior parte da biodiversidade está em regiões continentais e não sabemos o quanto do que aprendemos sobre as ilhas realmente reflete o que acontece em outras regiões.

A família Formicidae possui mais de 12,000 espécies descritas, distribuídas em 288 gêneros (BOLTON & al. 2006). As formigas estão entre os organismos mais abundantes em quase todos os habitats terrestres do mundo (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). O estudo de guildas de formigas representa uma importante ferramenta para os estudos de regulação de comunidades (WILSON 1990). As formigas são muitas vezes organizadas em hierarquias de dominâncias lineares transitivas (KARLSON & JACKSON 1981) e fornecem um bom sistema de estudo para examinar a coexistência da diversidade ecológica (SOARES & al. 2007).

A competição é considerada o principal fator que estrutura as comunidades de formigas (LACH & al. 2010). Por outro lado, as formigas oferecem uma gama imensa de interações ecológicas que promovem a coexistência das comunidades, tais como diferenciação de nicho (MERTL & al. 2009), coexistência em diferentes temperaturas (WHIESCHER & al. 2011), em diferentes altitudes (LONGINO & COLWELL 2011), a relação do tamanho das espécies com a forma do recrutamento (BESTELMEYER 2000) e a influência de espécies dominantes sobre assembleias locais (ADAMS 1994, DAVIDSON 1998).

Afirmações recentes levam a crer que *trade-offs* entre as características ecológicas das espécies, em conjunto com a heterogeneidade do hábitat, podem explicar os padrões de diversidade (KNEITEL & CHASE 2004). Espécies estreitamente relacionadas que ocorrem em um mesmo hábitat geralmente possuem necessidades similares e acabam compartilhando características ecológicas semelhantes (TSCHÁ 2011). Porém, uma teoria de nicho clássica, a hipótese da similaridade limitante (HUTCHINSON 1959, MACARTHUR & LEVINS 1967), prediz que as espécies com características parecidas não podem coexistir localmente devido à competição por um recurso, implicando em um limite à similaridade. Após este limite, a exclusão competitiva passa a ser determinante na segregação das espécies com características ecológicas semelhantes (WINSTON 1995). Esta preponderância da competição interespecífica em comunidades de formigas é intrigante tendo em vista que a teoria ecológica clássica sugere que tais situações levariam a uma grande frequência de exclusão competitiva, especialmente em comunidades altamente diversas como nos trópicos (ROSENZWEIG 1995). O gênero *Pheidole*, o qual é considerado o mais hiperdiverso do mundo (WILSON 2003), representa um caso particularmente agudo deste paradoxo desafiando teorias ecológicas tradicionais. Este gênero possui 986 espécies descritas (ANTCAT, 2012), das quais mais de 600 espécies ocorrem somente no Novo Mundo (LONGINO 2009). Estima-se que mais de 1600 espécies do gênero ocorram em todo o globo (RAJAKUMAR & al. 2012). Espécies de *Pheidole* são elementos dominantes da fauna de solo de formigas em diversos tipos de ecossistemas, chegando a mais de 30 espécies em poucos quilômetros quadrados de floresta amazônica (WILSON 2003). Embora exista uma considerável variabilidade morfológica, aparentemente há limitações fortes na diversificação fenotípica do grupo (PIE & TRANIELLO 2007). Compreender os mecanismos que permitem a coexistência de tantas espécies ecologicamente similares poderá representar um considerável avanço, não só para o estudo da biologia destas formigas como para o entendimento da organização de comunidades hiperdiversas.

2. Objetivo

2.1. Objetivo Geral

Analisar, através de um estudo de longo prazo, a distribuição espaço/temporal em escala local de colônias de formigas do gênero *Pheidole*.

2.2. Objetivos Específicos

- Conhecer as espécies de formigas do gênero *Pheidole* presentes em uma floresta subtropical do litoral paranaense e descrever aspectos sobre seu tamanho de área de forrageamento;
- Realizar um estudo de longo prazo para o monitoramento da posição espacial de colônias de *Pheidole* e de sua dinâmica ao longo do tempo para determinar o grau de agregação intraespecífica.
- Integrar as informações obtidas nos objetivos anteriores para testar hipóteses alternativas sobre os mecanismos de coexistência de *Pheidole*.

3. Materiais e Métodos

3.1. Local da Coleta

As coletas foram realizadas na Reserva Natural do Morro da Mina, com sua sede situada no município de Antonina, Paraná, Brasil, entre os paralelos 25°21' e 25°25'S e 48°46'W e 48°51'W (Fig. 1 – Apêndices Capítulo II). A reserva está sob responsabilidade e propriedade da Organização da Sociedade Civil de Interesse Público (OCIP) e da Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) desde abril de 1995. Entre as décadas de 1930 a 1980, a exploração de minério de ferro era a principal atividade nessa região. A partir da década de 1980, cessou-se a exploração de minério de ferro. O corte de madeira e a produção de carvão, antes consideradas como secundárias, passaram a ser desenvolvidas prioritariamente nessa região (SPVS, 1999). A Reserva Natural do Morro da Mina tem área total de 2.307,15 hectares, englobando a região serrana e, em maior parte, a planície litorânea paranaense, a qual destaca-se pela uniformidade do seu perfil topográfico. Trata-se de uma faixa de terras com no máximo 50 km de largura, compreendida entre a linha de praia e os elevados da Serra do Mar na sua vertente oriental (SPVS 1999, AB'SÁBER 2003). A reserva está inserida no bioma Floresta Atlântica, e constitui um dos mais largos contínuos de remanescentes desse tipo de floresta no Brasil (SOS Mata Atlântica & INPE 2008). A Área estudada compõe-se de Floresta Ombrófila Densa Submontana, situada entre 20 e 600 m de altitude, que originalmente cobria toda área, mas esta sofreu intensas explorações e grandes divisões, sendo convertida em pastagens (FERRETTI & BRITZ 2006). Contudo, restam remanescentes importantes na reserva, caracterizando mosaico de vegetação (SPVS 1999). Além de possuir áreas

de mata nativa, a reserva também apresenta áreas em processo de restauração. A reserva compreende áreas de florestas secundárias, com valores crescentes de diversidade, equitabilidade e volume, de acordo com o tempo após o abandono (LIEBSCH & al. 2008).

3.2. Coletas.

O primeiro passo para descrever as espécies de *Pheidole* na área de estudo foi uma caracterização da fauna de formigas do local. Para isso, realizamos uma coleta piloto com a utilização de iscas de sardinha, conforme recomendações descritas no *ALL-protocol* (AGOSTI & ALONSO 2000). O conjunto de dados obtidos através desta coleta piloto permitiu a caracterização das espécies de *Pheidole* presentes na área de estudo e suas abundâncias relativas, bem como serviram de padrão para avaliar os esforços de amostragens posteriores.

3.2.2. Definição de pontos para monitoramento em longo prazo

Foi selecionada uma área de mata nativa na Reserva Natural do Morro da Mina, denominada “Trilha da Samambaia”. Foi delineado um grid de 0,25 X 0,25 m² com o auxílio de trenas, bússolas e estacas coloridas. O grid foi dividido em quadrados de 0,25 m² e cada vértice dos quadrados representou um ponto de coleta.. Durante cada evento de coleta, foi distribuída uma armadilha (tubo Eppendorf de 2 mL contendo aproximadamente 10 gramas de isca preparada a partir de sardinhas enlatadas) em cada vértice dos quadrados, totalizando 10.000 armadilhas. Estas iscas foram utilizadas por serem reconhecidamente muito atrativas à *Pheidole* spp (ALBUQUERQUE & DIEHL 2009). Cada armadilha foi depositada sobre o solo e recolhida após 60 min. Todas as coletas foram realizadas entre 10:00hs e 16:00hs. Estudos prévios (SANTOS & al. 2011) indicam que este período de espera é suficiente para que operárias de formigas encontrem o alimento e realizem o recrutamento. Cada ponto do grid foi amostrado em 4 coletas ao longo de 2 anos, compreendendo a seguinte ordem: outubro de 2009 – coleta I; abril de 2010 – coleta II; outubro de 2010 – coleta III e abril de 2011 – coleta IV.

Após a identificação das espécies coletadas de acordo com WILSON (2003) e LONGINO (2009), a posição de cada amostra foi representada em um mapa, o qual permitiu representar a dinâmica espacial de cada colônia (número de pontos em que a espécie ocorreu).

Os exemplares das espécies de formigas coletados, identificados a nível de espécies foram depositados na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Brasil (DZUP).

3.3 Análises de Dados.

As Análises de autocorrelação espacial na ocorrência de espécies entre as formigas do gênero *Pheidole* foram realizadas através do Índice de Moran calculados a partir do software SAM versão 3.0 (<http://www.ecoevol.ufg.br/sam>), (Rangel & al. 2006)

3.3.1 Determinação da distribuição espacial das comunidades de *Pheidole*.

3.3.1.1 Índice de Dispersão .

Foram utilizados os seguintes índices de dispersão para determinar o tipo de distribuição espacial das colônias de *Pheidole*:

a) Razão variância/média ou índice de dispersão (I): esse índice é dado por:

Esse índice é dado por:

$$I = \frac{S^2}{\hat{m}}$$

onde: S^2 = estimativa da variância; \hat{m} = média amostral.

De acordo com DAVIS (1993), este índice tem como critério de distribuição espacial:

$I = 1$ - Distribuição aleatória ou ao acaso

$I > 1$ - Distribuição agregada

$I < 1$ - Distribuição regular

O afastamento da aleatoriedade foi testado através da expressão:

$$\chi^2 = I(n-1)$$

onde: I = valor do índice de dispersão I ; n = número total de unidades amostrais.

O teste de afastamento da aleatoriedade consiste em rejeitar a aleatoriedade

se: $\chi^2 = I(n-1) > \chi^2_{(N-1gI),\alpha}$

b) Índice de dispersão de Morisita ($I\delta$):

Esse índice é dado por:

$$I\delta = n \cdot \frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$$

onde: n = número total de unidades amostrais, $\sum x$ = somatório do número de indivíduos nas amostras.

Este índice tem como critério de distribuição espacial, segundo DAVIS (1993):

$I\delta = 1$ - Distribuição aleatória ou ao acaso

$I\delta > 1$ - Distribuição agregada

$I\delta < 1$ - Distribuição regular

O afastamento da aleatoriedade foi testado através da expressão:

$$\chi^2_{\delta} = I\delta(\sum x - 1) + n - \sum x$$

onde: $I\delta$ = valor do índice de dispersão de Morisita; n = número total de unidades amostrais; $\sum x$ = somatório do número de indivíduos nas amostras.

O teste de afastamento da aleatoriedade consiste em rejeitar a aleatoriedade

se: $\chi^2_{\delta} > \chi^2_{(N-1gl),\alpha}$

c) Expoente k da distribuição binomial negativa:

Este parâmetro foi calculado pelos métodos dos momentos e da máxima verossimilhança. A estimativa de k pelo método dos momentos foi obtida de acordo com ANSCOMBE (1949), igualando-se os dois primeiros momentos da distribuição às suas estimativas amostrais, resultando na seguinte expressão:

$$\hat{k} = \frac{\hat{m}^2}{S^2 - \hat{m}}$$

onde: S^2 = estimativa da variância; \hat{m} = média amostral.

A estimativa pelo método da máxima verossimilhança foi calculada de acordo com BLISS & FISHER (1953) e obteve-se o valor de k , que iguala os dois membros da equação através da expressão:

$$n \cdot \ln \left(1 + \frac{\hat{m}}{\hat{k}} \right) = \sum_{x=0}^{\infty} \left(\frac{A_x}{\hat{k} + x} \right)$$

onde: n = número total de unidades amostrais; \ln = logaritmo neperiano; \hat{m} = média amostral; \hat{k} = estimativa de k ; A_x = soma das freqüências de valores maiores que x .

Este coeficiente tem como critério de distribuição espacial:

$\hat{k} < 2$ e positivo - Distribuição altamente agregada

\hat{k} de 2 a 8 - Distribuição moderadamente agregada

$\hat{k} > 8$ - Distribuição aleatória ou ao acaso

$\hat{k} < 0$ - Distribuição regular

d) Coeficiente de Green (C_x):

Esse coeficiente é dado por:

$$C_x = \frac{(S^2 / \hat{m}) - 1}{\sum x - 1}$$

onde: S^2 = estimativa da variância; \hat{m} = média amostral; $\sum x$ = somatório do número de indivíduos nas amostras.

Este coeficiente tem como critério de distribuição espacial, de acordo com Davis (1993):

$C_x = 0$ - Distribuição aleatória ou ao acaso

$C_x > 0$ e até 1 - Distribuição agregada

$C_x < 0$ e até -1 - Distribuição regular

O afastamento da aleatoriedade foi testado através da expressão:

$$C_{x(1-\alpha)} = [\chi^2_{(1-\alpha)} / (n-1)] (n \cdot \hat{m} - 1)$$

onde: $\chi^2_{(1-\alpha)}$ é o valor do χ^2 com $n-1$ graus de liberdade e um nível α de significância; n é o número total de unidades amostrais e \hat{m} é a média amostral.

Quando C_x é superior ao valor de $C_{x(1-\alpha)}$, rejeita-se a aleatoriedade.

3.3.2. Distribuição de Probabilidades.

Foram testados os ajustes às distribuições de Poisson, binomial positiva e binomial negativa aos dados de ocorrência para o gênero *Pheidole* para cada evento de coleta, através das seguintes expressões conforme DAVIS (1993) e KREBS (1989).

a) Distribuição de Poisson:

A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada pela seguinte expressão:

$$P(0) = e^{-\hat{m}}$$

e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte expressão:

$$P(x) = \frac{\hat{m}}{x} \cdot P(x-1)$$

onde: $P(x)$ = probabilidade de encontrar x indivíduos em uma unidade amostral; e = base do logaritmo neperiano (2,718282...); \hat{m} = média amostral.

b) Distribuição binomial positiva:

A distribuição binomial positiva foi calculada pela expressão abaixo:

$$P(x) = \frac{k!}{x!(k-x)!} \cdot p^x \cdot q^{(k-x)}$$

onde: k = número inteiro e positivo; x = número de vezes que o evento ocorre.

A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada pela expressão: $P(0) = q^k$

e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte expressão:

$$P(x) = \frac{p}{q} \cdot \frac{(k-x+1)}{x} \cdot P(x-1)$$

onde: p = probabilidade que um indivíduo tem de ocupar a área; q = probabilidade contrária; k = número máximo de ocorrência que a unidade amostral poderá conter.

c) Distribuição binomial negativa:

A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada utilizando-se a expressão:

$$P(0) = \left(1 + \frac{\hat{m}}{\hat{k}}\right)^{-\hat{k}}$$

e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte expressão:

$$P(x) = \frac{(\hat{k} + x - 1)}{x} \cdot \left(\frac{\hat{m}}{\hat{m} + \hat{k}}\right) \cdot P(x-1)$$

onde: \hat{k} = expoente k obtido pelo método da máxima verossimilhança; x = número de vezes que o evento ocorre; \hat{m} = média amostral.

As frequências esperadas, nestes três modelos de distribuição de probabilidades, foram calculadas multiplicando-se as probabilidades correspondentes ($P(x)$) pelo número total de unidades amostrais, sendo esse número igual a 225 para o presente estudo (KREBS, 1989).

Para testar o ajuste dos dados a cada uma das distribuições de probabilidade, foi utilizado o teste de aderência do χ^2 que é dado pela seguinte expressão:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{N_c} \frac{(FO_i - FE_i)^2}{FE_i}$$

onde: N_c = número de classes da distribuição de freqüências; FO_i = freqüência observada na i-ésima classe; FE_i = freqüência esperada na i-ésima classe.

O número de graus de liberdade associado à estatística χ^2 é dado por:

$$G.L = N_c - N_p - 1$$

onde: N_c = número de classes da distribuição de freqüências; N_p = número de parâmetros estimados na amostra.

O valor do χ^2 calculado foi comparado com o valor do χ^2 tabelado com n-1 graus de liberdade e um nível $\alpha = 0,05$ de significância. Se o valor calculado for igual ou superior ao tabelado, rejeita-se o ajuste à distribuição estudada (KREBS 1989), ou seja, quando o resultado do χ^2 não é significativo, indica que a população segue a distribuição em estudo (teste de aderência).

3.3.3. Análise por contagem de quadrante.

De acordo com RABINOVICH (1980) é necessário calcular mais de um índice de distribuição antes de inferir a respeito da distribuição de uma determinada espécie de inseto. E quando vários índices dão resultados similares, o modelo de distribuição espacial tem maior validade (MYERS 1978). Por isso, particionamos o local de estudo (grid) em sub regiões menores, os *quadrats*, e contamos o numero de ocorrência de formigas em cada *quadrat*. Após, analisamos os valores de distribuição de probabilidades sob vários tamanhos de *quadrats*, ou seja, utilizamos vários tamanhos *quadrats* (N), os quais foram 1x1; 2x2, 3x3, 4x4, 5x5; 6x6; 7x7; 8x8; 9x9; 10x10 células do grid, para verificar se a distribuição ocorre pelo processo e 'e um artefato do método de amostragem.

No software R utilizando o pacote *Rcitrus*, foram implementados os modelos de distribuição de Poisson, binomial positiva e negativa. Nos modelos de Poisson e binomial positiva, a análise do padrão espacial é feita a partir do índice de dispersão e no modelo binomial negativa o padrão espacial é modelado por um parâmetro de agregação (KRAINSKI & RIBEIRO JÚNIOR 2007). MADDEN & HUGHES (1995) sugerem que um índice de dispersão D seja calculado para medir a agregação e para testar sobredispersão, sendo D , a razão entre a variância observada e a

variância esperada ou teórica. Se a ocorrência tem distribuição espacial aleatória, D será igual a 1 e pode-se assumir que as ocorrências de formigas seguem uma distribuição binomial. Se, a distribuição espacial for regular, D é menor que 1. Se o padrão for agregado, D é maior que 1.

A variância observada de Y é dada por:

$$V_o(Y) = \sum_i (y_i - np)^2 / (N - 1)$$

Onde: Y_i é o número de ocorrência de formigas no i -ésimo *quadrat*, n é o número de formiga por *quadrats*, p é a proporção de formigas no grid e N o número de *quadrats* avaliados.

A variância estimada ou teórica do número de formigas por *quadrat* considerando um modelo binomial depende apenas da ocorrência da formiga e do tamanho dos quadrats, a qual é dada por:

$$V_t(Y) = np(1 - p)$$

No modelo Poisson, a variância esperada ou teórica é igual à média. No caso de dados de *quadrat*, pode acontecer que os *quadrats* não incluam o mesmo número de formigas. Neste caso, a média é ponderada pelo tamanho do *quadrat*:

$$V_t(Y) = E(Y) = \sum Y_i n_i / \sum n_i$$

Onde: n_i é o número de ocorrências de formigas no i -ésimo *quadrat*.

O teste de adequabilidade da distribuição binomial ou de Poisson é feito comparando-se a variância observada com a variância esperada ou teórica. Para fazer a comparação, utiliza-se a razão entre a variância observada e a variância esperada ou teórica, quantidade denominada de índice de dispersão (D), o qual é dado por:

$$D = V_{obs} / V_{teor}:$$

O teste da significância do Índice de Dispersão é feito para testar se $D=1$. Sob hipótese nula, $D(N-1)$ tem uma distribuição χ^2 com $N-1$ graus de liberdade. Assim, usa-se a distribuição de χ^2 para calcular o valor-p do teste. Como estamos interessados em verificar agregação espacial (superdispersão), a hipótese alternativa considerada é se $D>1$.

3.3.4. Análise do Modelo Autologístico

O modelo autologístico é uma extensão do modelo logístico que considera a dependência espacial ou autocorrelação espacial entre as respostas (BESAG 1972). Neste estudo usamos este modelo para descrever a estimativa de probabilidade (P_{ij}) de determinada ocorrência de uma formiga, na i -ésima linha e j -ésima coluna, por meio da combinação linear do estado de ocorrência (ausente/presença) nas células vizinhas, além de outras possíveis covariáveis. KRAINSKI & al. (2008) descreveram o modelo autologístico aplicado a um único momento. Tal modelo foi expandido neste estudo para estimar a probabilidade de determinada ocorrência, nas demais linhas e colunas, por meio da combinação das células mais distantes. Neste estudo, foi considerada como variável resposta, a ocorrência da formiga em cada célula, ou seja, foi modelada a probabilidade de ocorrência de formigas vizinhas, por meio da seguinte equação:

$$\text{logit}(P_{ij}) = \beta_0 + \lambda_1 (y_{i-1, j} + y_{i+1, j}) + \lambda_2 (y_{i, j-1} + y_{i, j+1}) + \lambda_3 (y_{i-1, j-1} + y_{i-1, j+1} + y_{i+1, j-1} + y_{i+1, j+1})$$

	$Y_{i-1, j-1}$	$Y_{i, j-1}$	$Y_{i+1, j-1}$	
	$Y_{i-1, j}$	$Y_{i, j}$	$Y_{i+1, j}$	
	$Y_{i-1, j+1}$	$Y_{i, j+1}$	$Y_{i+1, j+1}$	

Figura 1. Representação esquemática de estrutura de vizinhança de primeira ordem.

Onde:

$Y_{i,j}$ é a variável resposta (espécie observada) que pode assumir dois valores (0 = ausência e 1=presença de formiga).

$Y_{i-1, j}$ e $Y_{i+1, j}$ são as linhas adjacentes, que combinadas produzem a covariável resposta da linha;

$Y_{i, j-1}$ e $Y_{i, j+1}$ são as colunas adjacentes, que combinadas produzem a covariável resposta de coluna;

$(Y_{i-1, j-1} + Y_{i+1, j+1}) + (Y_{i-1, j+1} + Y_{i+1, j-1})$ são as células diagonais, que combinadas produzem a covariável resposta diagonal.

Os parâmetros desse modelo são interpretados a seguir:

β_0 está associado à ocorrência de formigas quando não há formigas na vizinhança, sendo que $1/(1+\exp\{-\beta_0\})$ é a probabilidade de ocorrer células com alguma formiga considerando a não ocorrência nas células vizinhas;

λ_1 mede o efeito da presença de formigas nas linhas adjacentes, sendo que $1/(1+\exp\{-\beta_0 - \lambda_1 L\})$ é a probabilidade de ocorrer alguma formiga numa célula considerando a ocorrência em L (0, 1 ou 2) células nas linhas adjacentes;

λ_2 mede o efeito da presença de formigas nas colunas adjacentes, sendo que $1/(1+\exp\{-\beta_0 - \lambda_2 C\})$ é a probabilidade de ocorrer alguma formiga numa célula considerando a ocorrência em C (0, 1 ou 2) células nas colunas adjacentes;

λ_3 mede o efeito da presença de formigas nas quatro células diagonais, sendo que $1/(1+\exp\{-\beta_0 - \lambda_3 D\})$ é a probabilidade de ocorrer alguma formiga numa célula considerando a ocorrência em D (0, 1, 2, 3 ou 4) das células nas quatro células diagonais;

Assim, $1/(1+\exp\{-\beta_0 L - \lambda_2 C - \lambda_3 D\})$ é a probabilidade de ocorrência numa célula dado que há ocorrência em L das duas células nas linhas adjacentes, ocorrência em C das duas células das colunas adjacentes e em D das quatro células das diagonais.

Os testes de significância para os parâmetros de regressão baseiam-se na aproximação normal considerando a distribuição assintótica dos estimadores dos coeficientes dos modelos lineares generalizados. Para os modelos assumidos, o teste de significância para os coeficientes permite a detecção da relevância do efeito espacial, bem como testes para detectar efeitos do status de vizinhos próximos em linhas, colunas e células diagonais.

As análises foram executadas no ambiente estatístico R versão 2.15.1 (R Development Core Team, 2012), com uso do Rcitrus (KRAINSKI & RIBEIRO JÚNIOR 2007).

3.3.3. Análise de Coocorrência

Foram produzidas matrizes de presença e ausência para cada guilda de *Pheidole* por evento de coleta, onde cada coluna representou uma isca e cada linha uma espécie diferente. O índice s-score (C), que mede a tendência das espécies em segregar no espaço, ou seja, é uma medida de intensidade competitiva (STONE & ROBERTS 1992), foi usado para quantificar a coocorrência das espécies por evento de coleta a partir da seguinte equação:

$$\text{Índice C} = \frac{\sum (S_i - Q) * (S_i - Q)}{((R) * (R-1) / 2)}$$

Onde:

S_i = total de registros para uma dada espécie (incidência) i ;

R = número de espécies;

Q = número de locais (iscas) em que ambos os membros de um par de espécies estão presentes.

Para construção das matrizes com as respectivas espécies, as mesmas foram submetidas aos cálculos do *C-score*, o qual é calculado par a par conforme esquema abaixo:

	isca 1	isca 2
Espécie 1	0	1
Espécie 2	1	0

ou

	isca 1	isca 2
Espécie 1	1	0
Espécie 2	0	1

O número de unidades (CU) para cada par de espécies é calculada como:

$$CU = (r_i - S) (r_j - S)$$

Onde:

S = é o número de locais compartilhados (locais que contenham ambas as espécies); r_i e r_j são os totais de linha para espécies i e j .

O *c-score* é a média de todos os pares possíveis (par a par), calculado para as espécies que ocorrem pelo menos uma vez na matriz. Quanto maior o índice *C* calculado mais segregada se encontra a organização das espécies em uma dada comunidade. Em uma comunidade estruturada competitivamente, o *C-score* (observado) deve ser significativamente maior do que o esperado por acaso.

Para investigar se o *C-score* observado em cada evento de coleta é diferente de um *C-score* encontrado ao acaso, aleatorizamos cada matriz de dados 5.000 vezes. Durante o processo de aleatorização, o número de espécies por linha e o número de ocorrências por colunas foi mantido constante. Dessa forma, um *C-score* maior que o encontrado em matrizes aleatorizadas sugere que a comunidade pode estar estruturada por processos determinísticos, como competição. Essa análise foi calculada no programa EcoSim, GOTELLI (2012).

Este teste também fornece informações sobre a variância do índice de coocorrência entre as espécies. Uma variância muito maior que a média nos informa que as espécies diferem significativamente uma da outra nos seus níveis de coocorrência. Uma variância muito reduzida indica que as espécies são muito similares entre si. Um valor aleatório indica que as espécies são adicionadas aleatoriamente às guildas (GOTELLI & ENTSMINGER 2001). Enfim, se a variância do índice de coocorrência observada for maior que a esperada, as espécies tendem a se evitar, e se a variância do índice de coocorrência observada for menor que a esperada as espécies tendem a uma uniformidade de ocorrência.

3.3.5. Análise de Coocorrência por pares de espécies - par a par.

Dado a premissa que as espécies de formigas podem ocorrer em qualquer lugar na Floresta Atlântica, principalmente em uma pequena escala ($25 \times 25\text{m}^2 = \text{grid}$). A hipótese nula testada é que a presença de uma dada espécie de *Pheidole* não influencia a ocorrência de outras espécies, não havendo por isso evidência de um processo determinístico, por exemplo, a competição, influenciando a distribuição das espécies. Para testar esta hipótese, calculamos a variância do índice de coocorrência. O cálculo inicia dividindo-se o espaço bivariado em quatro quadrantes, baseado nos pontos medianos das duas variáveis. Este método testa apenas se existe uma agregação das espécies no espaço bidimensional, não assumindo

previamente uma forma para essa relação. O software EcoSim conta o número de pontos (ocorrência das espécies) que ocorrem em cada quadrante e a variância entre esses quatro números é uma estimativa do índice de dispersão das espécies nesse espaço bidimensional. Se os dados originais são aleatoriamente distribuídos neste espaço, então a variância observada será similar à distribuição das 5.000 variâncias calculadas para o conjunto de dados aleatorizados. Ao contrário, se os pontos são concentrados em um dos quadrantes, a hipótese nula será rejeitada e a variância observada será significativamente maior que a esperada, existindo então, uma evidência de um processo determinístico na distribuição das espécies, tais como a competição.

Para verificar se a variância observada é maior que a esperada, a análise é da seguinte maneira. Um *envelope triangular invertido* é definido operacionalmente pelo EcoSim com base nos pontos máximos, mínimos e medianos das duas variáveis, permitindo assim um teste seguindo o modelo de BROWN & MAURER (1989). De acordo com esse modelo, o envelope de restrição é definido inicialmente ligando-se os pontos (Xmax, Ymin), (Xmediana e Ymax) e (Xmin, Ymin), onde Xmax e Ymax são só máximos para as variáveis X e Y (abundância e localização, respectivamente), e Xmediana é a mediana de X. E Em seguida, o número de espécies que está dentro desse envelope é registrado, construindo-se assim uma distribuição nula do número de espécies que se encontra nos limites do envelope de restrição, se os dados das espécies estão arranjados apenas ao acaso (GOTELLI & ENTSMINGER 2001), e após a aleatorização das variáveis originais, esse número é comparado à distribuição nula gerada pelas simulações. Se o envelope realmente existe nos dados observados, o número de espécies situadas dentro dele deve ser significativamente maior que a distribuição de números no envelope obtida após os procedimentos de aleatorização. Em seguida, os dados originais foram aleatorizados e, em cada iteração, contou-se o número de espécies que está alocado dentro dos limites do envelope. Neste estudo, 5.000 aleatorizações foram efetuadas.

4 Resultados

4.1. Caracterização sazonal

No decorrer das estações do ano as distribuições numéricas das espécies de *Pheidole* apresentaram diferenças. O maior número de espécies foi registrado na coleta III, a qual foi realizada em condições de baixa precipitação. Os demais

períodos de coletas foram marcados por alta pluviosidade. As espécies distribuíram no decorrer do ano delimitando grupos distintos, mas não sendo exclusivos e homogêneos. Algumas espécies apresentaram ocorrência estacional diferenciada, ou seja, foram pontuais, ocorrendo uma única vez. A relação diversidade e período estacional também indicaram maior diversidade na estação com menos precipitação (Tab. II no Apêndices do Capítulo II).

4.2. Índice de Moran:

Uma autocorrelação espacial, usando dados de ocorrência no grid, foi encontrada para maior parte das espécies estudadas (Tabela VIII). Contudo, a autocorrelação espacial variou entre a distância de ocorrência de formigas, entre os táxons e as coletas (Tabela VIII). As espécies mais frequentes, tais como *Pheidole fallax*, *P. laevifrons*, *Pheidole eidmanni*, *Pheidole flavens* foram autocorrelacionadas positivamente e significativamente em todas as coletas. Esses valores significativos podem ser visualizados nos gráficos da (Fig. 2 e 3), que mostra o grau de autocorrelação espacial de acordo com as classes de distâncias, tanto para as espécies mais frequentes (Fig. 2) quanto para as espécies menos frequentes (Fig. 3). Os mapas de ocorrências totais na grade de todas as espécies estudadas estão na (Fig. 4).

4.3. Índices de Dispersão

Foram calculados os índices de dispersão para a definição do tipo de distribuição espacial das espécies de formigas do gênero *Pheidole* durante os eventos de coleta de outubro de 2009, abril de 2010, outubro de 2010 e abril de 2011. Os valores obtidos tanto nos os índices de dispersão razão variância/média quanto nos índices de Morisita indicaram distribuição agregada para as espécies: *P. blumenauensis*; *P. angusta*; *P. fallax*; *P. flavens*; *P. lucretii*; *P. risii*; *P. pubiventris*; *P. vafra*; *P. laevifrons*; *P. eidmanni*; *P. longiseta* e *P. tristis*, em todos os eventos de coleta, além disso, os valores obtidos pelos índices de dispersão Morisita através do teste χ^2 mostraram uma agregação espacial elevada para as espécies: *P. falax*; *P. flavens*; *P. angusta*; *P. risii*; *P. pubiventris*; *P. vafra*; *P. laevifrons*; *P. eidmanni* ; *P. longiseta* e *P. tristis*, pois os valores foram maiores que um em todas as coletas (Tabela II).

O expoente k da distribuição binomial negativa indicou a distribuição espacial agregada para aproximadamente (75%) das espécies coletadas, com valores de até 8. Esse índice mostrou também um arranjo muito agregado para as espécies *P. angusta*; *P. blumenauensis*; *P. fallax*; *P. flavens*; *P. vafra*; *P. lucretii*; *P. risii*; *P. pubiventris*; *P. vafra*; *P. laevifrons*; *P. longiseta*; *P. eidmanni*; *P. tristis*, com valores entre 0 e 2. Esse tipo de distribuição indicada pelo índice corroborou a distribuição espacial indicada pelos índices de Morisita. Por outro lado, o expoente k da distribuição binomial negativa indicou distribuição aleatória para aproximadamente 25% das espécies, tais como *P. termitobia*, *P. synarmata*, *P. floricola*; *P. gertrudae*; *P. oliveirai*, com valores maiores que 8 em algumas coletas (Tab. II).

A agregação não foi constatada através do coeficiente de Green, e ele foi discordante com os outros índices calculados, para todas as espécies estudadas. Esse índice forneceu a indicação de uma distribuição regular, na qual seus valores foram inferiores a zero. O coeficiente de Green não se adequou para definir o tipo de distribuição espacial das espécies de *Pheidole*, pois de acordo com WALOFF & BLACKWITH (1962) a distribuição regular ocorre devido à alta densidade em todos os pontos estudados, fato não observado para algumas espécies tais como: *P. gertrudae* e *P. vafra*, que tiveram baixas densidades, por isso esse índice foi desconsiderado para as espécies de *Pheidole* (Tab. II).

De maneira geral, os índices de dispersão calculados, exceto o coeficiente de Green, indicaram que a distribuição das espécies de *Pheidole* é agregada e/ou aleatória. Isso demonstra a possibilidade de ajustes ao modelo de distribuição binomial negativa, para a maioria das espécies, e a de Poisson para a minoria.

4.4. Distribuição das Probabilidades

Aproximadamente 20% das espécies coletadas ajustaram-se ao modelo de distribuição de Poisson, pois os valores dos χ^2 obtidos não foram significativos. A maior parte das espécies, cerca de 70%, se ajustou ao modelo de distribuição binomial negativa. Algumas espécies não se ajustaram aos modelos propostos, pois não foi possível testar o ajuste devido à insuficiência de classes de frequência para o cálculo do χ^2 . Essa insuficiência foi ocasionada pela baixa ocorrência dessas formigas na área amostrada (Tab. I).

Os valores de χ^2 calculados para determinar a distribuição espacial de *P. longiseta*, *P. oliveirai*, *P. schwarzmaieri*, *P. synarmata*, não foram significativos para o modelo de distribuição de Poisson, em alguns períodos de coletas, indicando desta maneira o melhor ajuste a essas espécies. Já os cálculos do χ^2 para as distribuições espaciais de *P. angusta*, *P. blumenauensis*, *P. eidmanni*, *P. fallax*, *P. flavens*, *P. floricola*, *P. gertrudae*, *P. laevifrons*, *P. risii*, *P. pubiventris*, *P. synarmata*, *P. tristi* e *P. vafra* não foram significativos para o modelo de distribuição binomial negativa, sendo assim, o melhor ajuste para essas espécies. Contudo, houve espécies (*P. oliveirai*, *P. oxyops*, *P. sospes*, *P. synarmata*) que obtiveram o ajuste tanto à distribuição de Poisson quanto à distribuição binomial negativa e/ou positiva. Nesses casos, o melhor ajuste é representado pela distribuição de frequências que apresentar o menor valor do χ^2 calculado (BARBOSA 1992). O melhor ajuste ao modelo também variou com o período de coleta, pois os dados das espécies *P. oliveirai*, *P. oxyops*, *P. sospes*, *P. synarmata*, *P. termitobia* e *P. vafra* se ajustaram à distribuição de Poisson nos períodos de coletas de outubro de 2009 e 2010 e, enquanto que, em abril de 2010 e abril de 2011, estas espécies se ajustaram ao modelo de distribuição binomial negativa (Tab. I).

4.5. Análise de contagem de quadrante

Obtivemos resultados indicando padrões agregado e aleatório e não houve resultados apontando um padrão regular para as espécies de *Pheidole* na área de estudo. Contudo, nos dados analisados por vários *quadrats*, encontramos a evidência de que o padrão pode ser tanto agregado quanto aleatório para espécies que tiveram baixas ocorrências, tais como *P. risii* e *P. gertrudae*. É interessante verificar os resultados obtidos através das análises de vários *quadrats* considerando seus diferentes tamanhos, pois esses valores variam de acordo com a variação do tamanho do *quadrat*. A espécie *P. gertrudae* é o melhor exemplo dessa variação, uma vez que demonstrou diferentes tipos de distribuição de acordo com o tamanho do *quadrat* (Tab. III).

Quando os resultados das análises de vários *quadrats* foram comparadas com os resultados da análise convencional, a distribuição de algumas espécies foram corroboradas, porém outras não. As espécies que corroboraram as análises convencionais foram: *P. angusta*; *P. fallax*; *P. flavens*; *P. synarmata*, *P. lucretii*, *P.*

oliveirai, *P. laevifrons*, *P. tristis*, *P. blumenauensis*, *P. pubiventris*, e *P. risii*. Entretanto, as distribuições das espécies: *P. floricola*, *P. longiseta* e *P. termitobia* não corroboraram com as análises convencionais. Contudo, os resultados extraídos do teste de aleatoriedade espacial, utilizando o parâmetro de agregação binomial negativa, indicaram que o padrão espacial da maior parte das espécies de *Pheidole* estudadas é agregado.

4.6. Análise Autológica

As correlações testadas considerando as diferentes estruturas de vizinhança (R = vizinhos nas linhas, C = vizinhos nas colunas e D = vizinhos nas diagonais) indicaram maior probabilidade de ocorrência de formigas com vizinhos em suas linhas e colunas do que em suas diagonais. Além disso, o modelo β_0 , o qual está associado à probabilidade de ocorrer células com formiga considerando a não ocorrência nas células vizinhas, demonstra valores de coeficientes negativos em todas as espécies analisadas. Isto é uma evidência de repulsão à ausência de vizinhos, sugerindo assim, uma distribuição espacial agregada verificada nos modelos de distribuição de probabilidades.

Durante a primeira coleta, a estrutura de vizinhança das espécies *P. fallax*, *P. laevifrons*, *P. eidmanni*, *P. lucretii*, *P. angusta* foi melhor ajustada aos modelos λ_1 e λ_3 , ou seja, a probabilidade de ocorrência de espécies é maior quando há vizinhos nas linhas e nas diagonais. Por outro lado, *P. tristis*, *P. vafra* e *P. gertrudae* obtiveram melhor ajuste aos modelos λ_2 e λ_3 (Tab. IV). Na segunda coleta, obteve melhor ajuste aos modelos λ_1 e λ_2 para a maioria das espécies, exceto para *P. oxyops* que teve seu melhor ajuste somente para o modelo λ_1 (Tab. V). Na terceira coleta, as espécies *P. tristis*, *P. lucretii* e *P. gertrudae* tiveram seus melhores ajustes aos modelos λ_1 . Os modelos λ_2 e λ_3 não foram significativo para essas espécies. Por outro lado, os dados das espécies *P. fallax*, *P. laevifrons*, *P. lucretii*, *P. blumenauensis*, *P. pubiventris* foram melhor ajustados aos modelos λ_2 e λ_3 Tab. (VI). Na quarta coleta, a maior parte das espécies (99%) teve sua vizinhança influenciada pela presença de vizinhos em linhas e colunas, e as diagonais não foram significativas (Tab. VII). De maneira geral, as espécies tenderam ao melhor ajuste aos modelos λ_1 e λ_2 , sendo o modelo λ_3 o menos ajustado às espécies

estudadas. Isso, provavelmente, deve-se ao fato de que as diagonais são mais distanciadas que as linhas e colunas, e as espécies de *Pheidole* tendem uma proximidade ou agregação.

4.7. Análises de Coocorrência

Os testes dos padrões de ocorrências não aleatórias realizados para cada coleta separadamente, a fim de avaliar processos determinísticos como a competição, indicaram que as assembléias de formigas da coleta de outubro de 2009 (Coleta I) obtiveram índices de coocorrência maiores do que o esperado ao acaso, ou seja, o c-score observado foi maior que o calculado indicando que as assembléias de formigas do gênero *Pheidole* são significativamente segregadas e possuem um indicativo de competição. A análise para a coleta de abril de 2010 (Coleta II) indicou índices c-score observados menores que os calculados, consequentemente, as assembléias não são segregadas e não há indícios de competição. Por outro lado, na coleta de outubro de 2010 (Coleta III), foram observadas assembléias significativamente segregadas com índices c-score observados maiores que os aleatorizados, tal como na Coleta I. Já na coleta de abril de 2011 (Coleta IV), os índices c-score calculados foram maiores que o observado, não sendo essas assembléias segregadas e não há indicativo de competição, assim como na Coleta II. Desta forma, essas assembléias não são estruturadas somente por um processo determinístico, como a competição. Quando todos dados (matrizes de ocorrências), foram analisados com todas as matrizes de coletas juntamente, não evidenciou que as assembleias de formigas sejam segregadas, ou seja, o índice c-score observado é menor que o calculado (Tab. IX). Assim, há um indício de exclusão competitiva, mas que esta só acontece em períodos específicos, admitindo assim, que as formigas do gênero *Pheidole* possuem uma evidência de competição temporal, e que esta provavelmente não é um processo determinístico exclusivo na estruturação dessas assembleias.

4.8. Análise de Coocorrência par a par

Os padrões de frequência de coocorrência par a par das espécies de *Pheidole* investigadas no presente estudo estão representados nas figuras 6-9. Frequentemente estes diagramas assumiram uma forma triangular, onde a abundância máxima de uma espécie se relacionou negativamente com a

abundância de outra. Essa relação foi confirmada pelo modelo nulo proposto por GOTELLI & ENTSMINGER (2000), o qual prediz que a chance das espécies estarem dentro do envelope triangular ao acaso após 5.000 aleatorizações dos dados originais é de 0,05. Os resultados indicaram que pares de espécies, tais como, *P. laevifrons* vs. *P. oxyops*, *P. laevifrons* vs. *tristis*, *P. eidmanni* vs. *P. oliveirai*, *P. angusta* vs. *oxyops*, *P. angusta* vs. *lucretii*, *P. angusta* vs. *floricola*, *P. vafra* vs. *tristis*, *P. vafra* vs. *gertrudae*, *P. fallax* vs. *gertrudae*, *P. fallax* vs. *laevifrons*, *P. fallax* vs. *angusta*, entre outros, permaneceram dentro de um espaço de restrição (Figs 6-9). Este resultado sugere que a alta frequência de uma determinada espécie está relacionada com uma baixa frequência da outra espécie. De modo que a ocupação deste espaço restritivo bivariado é consistente com a exclusão competitiva entre elas. Estes pares espécies seguem o modelo de BROWN & MAURER (1989), apresentando a forma de distribuição de um envelope de restrição triangular plotado em um espaço bivariado. Os demais pares de espécies também tiveram suas ocorrências analisadas dentro do envelope triangular, mas tiveram mais de 0,05% de probabilidade de se obter as suas frequências restritas ao triângulo ao acaso após 5.000 aleatorização dos dados originais (ocorrências reais). Assim, esses pares espécies não apresentaram valores significativos ao índice de competição (Tab. XIV).

As espécies que tiveram uma restrição significativa dentro da forma triangular em um espaço bivariado foram: *P. laevifrons* e *synarmata* ($p < 0,05$); *P. laevifrons* e *oxyops* ($0,03$); *P. laevifrons* e *pubiventris* ($p < 0,04$); *P. laevifrons* e *tristis* ($p < 0,05$), *P. vafra* vs. *tristis* ($p < 0,03$), *P. vafra* vs. *gertrudae* ($p < 0,05$), *P. fallax* vs. *gertrudae* ($p < 0,05$), *P. fallax* vs. *laevifrons* ($p < 0,00$), *P. fallax* vs. *angusta* ($p < 0,03$), *P. blumenauensis* e *Oxyops* ($p < 0,00$), *P. blumenauensis* e *pubiventris* ($p < 0,03$), *P. blumenauensis* e *tristis* ($p < 0,04$), *P. blumenauensis* e *longiseta* ($p < 0,05$), *P. synarmata* e *fallax* ($p < 0,01$), *P. synarmata* e *gertrudae* ($p < 0,01$), *P. synarmata* e *floricola* ($p < 0,01$). A partir desses valores, foi gerado um diagrama de agrupamento, o qual agrupa as espécies que possuem um índice de exclusão competitiva (Fig. 5).

5 Discussão

5.1. Índice de Moran

DORMANN & al. (2007) argumentam que em estudos de distribuição espacial, os locais próximos uns dos outros exibem valores mais semelhantes do

que os mais distantes, devido às frequências de espécies, indicando assim uma autocorrelação espacial positiva. Este tipo padrão foi encontrado neste estudo para o gênero *Pheidole*, pois o correlograma encontrado, tanto para as espécies mais frequentes quanto para as menos frequentes deste táxon, indica valores do Índice de Moran próximo a um nas primeiras classes de distância. Existe uma autocorrelação espacial positiva, ou seja, quanto mais próximas as espécies estão mais similares elas são, configurando uma tendência à agregação. Nas classes de distâncias intermediárias do correlograma o valor do Índice de Moran fica ao redor de zero ou muito próximo a ele para todas as espécies estudadas de *Pheidole*, indicando a ausência da autocorrelação espacial. Já nas escalas de distâncias maiores a autocorrelação espacial é negativa para a maioria das espécies menos frequentes, isto é, quanto mais distantes mais dissimilares elas são, configurando uma distribuição aleatória. Contudo, para as espécies mais frequentes, tanto nas classes de distância menores quanto nas maiores obtiveram autocorrelação espacial positiva. Outros trabalhos, tais como os realizados por SEMPO & al. (2006) e CONDÉ & al. (2010), encontraram um padrão de distribuição agregado para o gênero *Pheidole* e demonstraram a importância desse padrão para as colônias de *Pheidole* e como a agregação atua na regulação de castas, respectivamente. Porém esses trabalhos se limitaram a determinar somente a importância do padrão agregado, não fazendo referência sobre implicações competitivas nesse processo de agregação nem em que escalas o padrão de distribuição pode ser considerado agregado ou aleatório/randômico.

5.2. Índices de Dispersão e Distribuição das Probabilidades

Os valores obtidos pelos índices de dispersão razão variância/média, Morisita, e expoente k da distribuição binomial negativa indicaram distribuição agregada para a maioria das espécies estudadas. Nossas investigações, em escala local, mostraram que mais de 75% das espécies estavam espacialmente agregadas na maior parte do período do estudo, contudo houve variações. O gênero *Pheidole* é um dos gêneros mais dominantes dos trópicos (WILSON 2003) e padrões de distribuição agregadas tendem a estar presentes em espécies dominantes (CHONG & al. 2011). Esse padrão agregado reflete um partilhamento espacial. Possivelmente, espécies com esse tipo de distribuição possuem uma sobreposição no espaço de forrageamento, podem ter seus locais de nidificação próximos e

requerimento de recursos similares. SOARES & SCHOEREDER (2001) relataram que a sobreposição de espaço em formigas edáficas é um padrão típico das assembleias de formigas nas florestas tropicais.

5.3. Análise de contagem de quadrante

Comparações sistemáticas de vários modelos por meio de conjuntos de dados representativos de grupos taxonômicos ou de diferentes situações ecológicas são extremamente raros na literatura (MCGILL 2003). As análises comparativas de dados por meio de vários tamanhos de *quadrats* indicaram que o padrão de distribuição das espécies de formigas do gênero *Pheidole* varia de acordo com o tamanho dos *quadrats* e com as classes de distância no correlograma. No entanto, foi possível verificar em diversos modelos que o padrão da maioria das espécies é agregado. Este resultado pode estar associado à disponibilidade de recursos presentes no local onde as espécies foram estudadas, pois o padrão de distribuição espacial dos organismos e o padrão de utilização dos recursos podem ser resultado de fatores como a capacidade de locomoção ou dispersão dos indivíduos, assim como, à intensidade da competição (BELYEA & LANCASTER 1999). Além disso, a complexidade ambiental e a competição podem gerar um padrão agregado de distribuição espacial dos organismos (KREBS 1994).

As análises dos padrões de distribuição por tamanho de *quadrat* informam e orienta na conclusão do padrão de agregação do táxon em estudo. Os resultados podem sugerir ou apoiar hipóteses sobre mecanismos biológicos, por exemplo, a agregação pode diminuir a taxa de encontros competitivos; auxiliam também na definição de mecanismos de controle, pois uma vez que conhecemos como as espécies estão distribuídas ao longo do tempo e do espaço é possível gerar hipóteses sobre novas ocorrências e tomar medidas corretas para seu monitoramento e controle. A partir desses resultados é possível comparar padrões de distribuição espaço temporal que é essencial para o entendimento de estudos ecológicos das espécies estudadas. Enfim, as comparações de dados (tamanho de quadrat) ao longo do espaço (grid) e ao longo do tempo (eventos de coletas) fornecem e complementam informações precisas sobre a distribuição espaço-temporal das espécies de *Pheidole*. GUO & MAGGI (2004) alegam que, quando os dados são combinados e/ou comparados por diferentes métodos, podem proporcionar uma melhor compreensão da verdadeira distribuição espaço temporal

das espécies. Além disso, quando os dados de ocorrência de formigas, registrados a fim de analisar o padrão de distribuição das espécies, são submetidos à análise convencional e a um único método, podem ser influenciados pelo modelo e não pelo processo.

5.4. Análise Autologística

Na análise por quadrats, existe uma arbitrariedade na definição dos quadrats, que podem ser fixos, aleatórios e ter várias formas e tamanhos. Isto pode gerar equívocos quanto as interpretações dos resultados (VIOLA & al. 2008). Uma alternativa para se chegar a resultados mais confiáveis, em relação ao padrão de distribuição das espécies, é analisar a distância entre as ocorrências de vizinhos BESAG (1972). Essa ideia é amplamente utilizada em análise de processos pontuais, principalmente com dados de ocorrências (presença/ausência) através da adoção de modelos autologísticos, que estendem o modelo de regressão logística para acomodar efeitos espaciais (GUMPERTZ & al. 1999, ZHU & al. 2005). Além disso, ADLER & GORDON (2003) argumentam que a dinâmica espaço temporal e a distância de forrageamento está associada à presença de vizinhos e aos recursos compartilhados. Desta forma, foi relevante analisar os dados de presença e ausência das espécies do gênero *Pheidole* através do modelo autologístico, o qual descreveu a probabilidade desses táxons ocorrer na presença e ausência de vizinhos. Os parâmetros desse modelo forneceram uma interpretação direta sobre chances de ocorrência, isto é, é possível realizar previsões do aumento vs. diminuição de território de ocorrências incorporando explicitamente a estrutura da dependência das covariáveis (ocorrência de vizinhos) (KRAINSKI & al. 2008).

Assim como no modelo estudado por BARTON & al. (2002), que apontam que a distância de forrageamento da formiga *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith, 1864) está em função das resposta de seus vizinhos. Os dados de ocorrências de *Pheidole* tiveram melhor ajuste ao modelos β_0 . Tal modelo prevê a repulsão ou a ausência de vizinhos, presumindo assim, a influência da vizinhança em suas ocorrências. Outro fator que pode estar associado ao melhor ajuste ao β_0 , aplicado na análise autologística, é devido sua própria natureza de agregação, verificada nas análises anteriores. A utilização do modelo autologístico tem sido amplamente utilizada em outras áreas, tais como em ocorrências de doenças vegetais (KRAINSKI & al. 2008), leprose pelo ácaro *Brevipalpus phoenicis* em citrus (CHIAVEGATO & al. 1982);

incidência de leproses em citrus (FRANSCISCONI & al. 2008); estudo de *Phytophthora* em cultivos do pimentão (GUMPERTZ & al. 1997); na descrição de padrões temporais espaciais dos besouros do pinho (GUMPERTZ & al. 1999, ZHU & al. 2005). No entanto, em estudos de ocorrências do gênero *Pheidole*, até o presente momento, não foram encontrados trabalhos que aplique o modelo autolístico na determinação da ocorrências de vizinhos, sendo assim um dos trabalhos pioneiros na aplicação desse modelo para esse táxon.

5.5. Análises de Coocorrência e Análise de Coocorrência par a par

Para testar se as comunidades são ou não influenciadas pela competição, realizou-se o teste de coocorrência segundo GOTELLI & ENTSMINGER (2001). Este modelo avaliou os padrões não aleatórios nas matrizes selecionadas. Nos períodos de coletas realizadas em outubro de 2009 e de 2010, os índices de *C-score* observados foram maiores que os índices simulados, ou seja, houve um indicativo de competição. Ao contrário dos outros dois períodos, abril 2010 e abril de 2011, os índices observados foram menores que os índices simulados, ou seja, não houve indícios de competição ou exclusão competitiva. Desta forma, esses resultados configuram uma tendência de competição somente em determinadas épocas do ano. GOTELLI (2000) mencionou que os resultados das análises de coocorrência dependem do tipo do algoritmo utilizado no modelo nulo e o mês (período) em que os dados são coletados. O fato de apenas alguns períodos de coleta indicarem ausência de competição pode estar relacionado com a riqueza do ambiente. Em ambientes mais complexos e, conseqüentemente, com maior quantidade de recursos disponíveis, as espécies tendem a explorá-los com menor intensidade, proporcionando assim, uma disputa menor por recursos, evitando assim a competição, e coexistindo localmente (FERNANDES & al. 2009).

Os resultados das análises de coocorrência par a par demonstraram que as espécies tendem a se evitar, ou seja, há um menor número de pares de espécies co-ocorrendo (segregação). Isto também pode estar relacionado à natureza do ambiente estudado, como já discutidos acima, e por fatores ecológicos locais que podem influenciar na ausência de evidência de competição encontradas neste estudo. Por exemplo, a estrutura da vegetação em florestas tropicais pode ser um dos possíveis fatores, pois nestas florestas, tal como a Floresta Atlântica, há uma elevada biodiversidade em função das variações ambientais do bioma,

proporcionando uma maior variedade de habitats e nichos (OLIVEIRA-FILHO & FONTES 2000). Essa maior heterogeneidade da vegetação da Floresta Atlântica pode aumentar a disponibilidade de abrigo para formigas, aumentando assim a riqueza e troca de espécies (CAMPOS & al. 2010) e diminuindo por consequência a competição. FLOREN & LINSENMAIR (2000) e FLOREN & al. (2001) testaram a existência de processos determinísticos na distribuição espacial de formigas vs. uma hipótese de distribuição aleatória. Esses autores não evidenciaram a competição como um fator nos padrões de distribuição das espécies e atribuíram o padrão de distribuição à complexidade vegetacional da floresta, ao clima mais equilibrado, à disponibilidade e distribuição espacial dos recursos alimentares, em comparação com os dados de outros locais, como florestas perturbadas.

A baixa coocorrência entre os pares de espécies (segregação), poderia ser explicada, pelo fato de que, para a grande maioria das espécies de formigas, a agressividade tende a aumentar com a proximidade do ninho (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Isso responderia por que as espécies de formigas com eficiente recrutamento, tal como as espécies de *Pheidole*, sejam menos agressivas quando forrageiam em iscas distantes dos seus ninhos (WILSON 1990), gerando assim um padrão de coocorrência segregado. SANDERS & al. (2007), trabalhando em cultivos de cacau na Floresta Atlântica brasileira, demonstraram que a presença de espécies de formigas dominantes pode causar uma aleatorização na coocorrência de espécies de formigas arborícolas. Ao contrário disto, para a Mata Atlântica no sul do Brasil, é pouco provável que a presença das espécies dominantes edáficas do gênero *Pheidole* tenha causado o padrão de coocorrência randômico. “O Capítulo 2 demonstra que no período de Abril de 2010 houve mais espécies dominantes, e não foi relacionada com os indicativos de presença de processos determinísticos, tal como a competição”. Além disso, a menor proporção de espécies dominantes, juntamente com a menor abundância de algumas espécies (espécies denominadas como raras) do táxon estudados (Capítulo 2) podem ter tornado o efeito da competição não detectável estatisticamente para alguns períodos estudados.

Não é surpreendente o fato da competição não ser um processo determinístico na estruturação das comunidades *Pheidole* em Floresta Atlântica. Outros estudos evidenciaram outros processos determinísticos na regulação de comunidades de formigas. Uma revisão bibliográfica demonstrou que de 14 artigos que analisavam os mosaicos de formigas, apenas seis demonstraram que a

competição era importante para estruturação dessas comunidades (RIBAS & SCHOEREDER 2002). CAMPOS & al. (2011), analisando a estrutura das comunidades das savanas brasileira e australiana, sugeriram que, independente do país, tanto os dados de modelos nulos quanto os dados de observações comportamentais diretas, a competição é menos importante para a assembleia de formigas desses dois países, e que possivelmente elas são estruturadas por fatores ecológicos históricos e atuais. Estudos realizados no Amazonas por BACCARO & al. (2012), chegaram à interpretação do papel limitado da competição para a estruturação das comunidades de formigas. Finalmente concluíram que a competição parece ser menos importante do que as restrições ambientais na determinação da riqueza de espécies de formigas nas florestas da Amazônia.

6. Conclusões

A maioria das espécies estudadas possui distribuição agregada, apesar desse padrão variar com o tamanho do quadrat para algumas espécies. Desta forma, podemos sugerir que análises convencionais e sem parâmetros comparativos podem ser influenciadas pelos modelos e não pelos processos. Contudo, a análise de autocorrelação espacial calculada pelo Índice de Moran, é mais robusta e confiável, pois foi possível visualizar as escalas exatas dos padrões de distribuições, bem como as suas variações. Ainda assim, o Índice de Moran indicou que a maioria das espécies estudadas possuem uma autocorrelação espacial positiva. Quando os dados de ocorrência foram submetidos à análises de coocorrências, através de matrizes de presença e ausência por evento coleta, verificou-se um indício de competição somente em determinadas épocas do ano. Já os resultados das análises de coocorrência entre os pares de espécies (par a par) indicam uma tendência de algumas espécies evitarem a sobreposição de ocorrência com outras espécies. Desta forma, a distribuição agregada em escala local diminui a oportunidade de competição promovendo a coexistência local. Além disso, a competição não parece ser um fator predominante nessas comunidades. Outros fatores, tais como os processos ecológicos locais, tal como a estrutura do ambiente e as respostas das espécies aos fatores bióticos e abióticos, podem estar estruturando as comunidades de *Pheidole* na Mata Atlântica do sul do Brasil.

7 Referências

- AB'SÁBER, A. 2003: Os Domínios de Natureza no Brasil: Potencialidades Paisagísticas. Ateliê Editoria. (2Eds), São Paulo, 159 pp.
- ADAMS, E.S. 1994: Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97: 203–208.
- ADLER, F.R. & D.M. GORDON. 2003: Optimization, conflict and non-overlapping foraging ranges in ants. *American Naturalist* 162: 529-543
- ALBUQUERQUE, E. Z. & DIEHL, E. 2009: Faunal analysis of epigaeic ants (Hymenoptera, Formicidae) in native fields of the Planalto das Araucárias, State of Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de entomologia* 53: 398-403.
- AGOSTI, D. & ALONSO L. E. 2000: The ALL Protocol: A Standard Protocol for the Collection of Ground-Dwelling Ants. AGOSTI, D., MAJER, J., ALONSO, E. AND SCHULTZ, T.R. (Editors.) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Biological Diversity Handbook Series. Smithsonian Institution Press. Washington D.C, 280 pp..
- ANSCOMBE F. J. 1949: The statistical analysis of insects counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics* 5: 165-173.
- ANTCAT. 2010: Bolton B. An Online Catalog of the Ants of the World. <http://www.antcat.org/catalog/319699>. Accessed 02 October 2012.
- BACCARO F. B., SOUZA J. P., FRANKLIN E., LANDEIRO V. L. & MAGNUSSON W. E. 2012: Limited effects of dominant ants on assemblage species richness in three Amazon forests. *Ecological Entomology* 37: 1–12.
- BARBOSA J. C. 1992: Amostragem seqüencial. p. 205-211. In: Fernandes O A, Correia A C B, Bortoli S A de (Eds.). *Manejo integrado de pragas e nematóides*. Jaboticabal, FUNEP, 253 p.
- BARTON, K. E., SANDERS, N. J. & GORDON, D. M. 2002: The effects of proximity and colony age on interspecific interference competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *American Midland Naturalist* 148: 376-382
- BELL M. A., GANGAVALLI A. K., BEWICK A. & AGUIRRE W. E. 2010: Frequency of Ectodysplasin alleles and limited introgression between sympatric threespine stickleback populations *Environment Biology Fish* 89: 189–198.
- BELYEA, L. R. & J. LANCASTER. 1999: Assembly rules within a continental ecology. *Oikos* 86: 402-416.

- BESAG, J. 1972: Nearest-neighbour systems and the auto-logistic model for binary data. *Journal of the Royal Statistics Society* 34: 75-83,.
- BESTELMEYER, B. T. 2000: The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998–1009.
- BLISS C. I. & FISHER R. A. 1953: Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics* 9: 176-200.
- BOLTON, B., ALPERT, G., WARD, P. S. & NASRECKI, P. 2006: Bolton's Catalogue of ants of the world. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, CD-ROM.
- BORGIO, M., TIEPOLO, G., REGINATO, M., KUNIYOSHI, Y. S., GALVÃO, F., CAPRETZ, R. L. & ZWIENER, V. P. 2011: Espécies arbóreas de um trecho de Floresta Atlântica do Município de Antonina, Paraná, Brasil. *Floresta* 41: 819 – 832 pp.
- BROWN B. & MAURER, A. 1989: Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145–1150.
- CAMPOS, R. I., VASCONCELOS, H. L., ANDERSEN, A. N., FRIZZO, T. L. M. & SPENA K. C. 2011: Multi-scale ant diversity in savanna woodlands: an intercontinental comparison *Austral Ecology* 36: 983–992 .
- CONDÉ, P., B. HENNING, D. NASCIMENTO, J.R. DE LUCA & M. LOIOLA. 2010: Monopolização de recursos alimentares e distribuição espacial de formigas em dunas. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). São Paulo: USP.
- CHIAVEGATO, L. G., MISCHAN, M. M. & SILVA, M. A. 1982: Prejuízos e transmissibilidade de sintomas de leprose pelo ácaro *Brevipalpus phoenicis* (Geijskes, 1939) (Acari: tenuipalpidae) em citros. *Científica* 10: 265-271.
- CHONG, C. S., HOFFMANN, A. A. & THOMSON, L. J. 2011: Local-scale spatial dynamics of ants in a temperate agroecosystem. *Austral Ecology* 36: 413–424.
- DAVIDSON, D.W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23: 484–490.
- DAVIS, P. M. 1993: Statistics for describing populations. p. 33-54. In: Pedigo, L. & G. D. Buntin (Eds.). *Handbook of sampling methods for arthropods in agriculture*. Boca Raton, CRC Press, 714 pp.

- DORMANN, C. F., SCHWEIGER, O., ARENS, P., AUGENSTEIN, I., AVIRON, ST., BAILEY, D., BAUDRY, J., BILLETER, R., BUGTER, R., BUKÁČEK, R., BUREL, F., CERNY, M., COCK, R. D., BLUST, G. D., DEFILIPPI, R., DIEKÖTTER, T., DIRKSEN, J., DURKA, W., EDWARDS, P.J., FRENZEL, M., HAMERSKY, R., HENDRICKX, F., HERZOG, F., KLOTZ, ST., KOOLSTRA, B., LAUSCH, A., COEUR, D. L., LIIRA, J., MAELFAIT, J.P., OPDAM, P., ROUBALOVA, M., SCHERMANN-LEGIONNET, A., SCHERMANN, N., SCHMIDT, T., SMULDERS, M. J. M., SPEELMANS, M., SIMOVA, P., VERBOOM, J., WINGERDEN, W. V. AND ZOBEL, M. 2008:, Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters* 11: 235–244.
- FERNANDES W. D., LANGE D. & SOARES S. A. 2009: Communities of Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Fragmented Environments. *Sociobiology* 54: 3-12.
- FERRETTI, A.R.; BRITZ, R.M. 2006: Ecological restoration carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. *Journal of Nature Conservation* 14: 249-259.
- FLOREN, A. & LINSÉNMAIR, K. E. 2000: The influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities *Plant Ecology* 153:153–167
- FLOREN, A., FREKING, A., BIEHL, M. & LINSÉNMAIR, K. E. 2001: Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical antcommunities. *Ecography* 24: 547–554
- FRANCISCONI, L., RIBEIRO JR P. J., KRAINSKI, E. T., BASSANEZI, R. B. & CZERMAINSKI A. B. C. 2008: Modelo autológico espaço-temporal com aplicação à análise de padrões espaciais da leprose-dos-citros. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 43: 1677-1682.
- GRANT, B.R. & P.R. GRANT. 2003: What Darwin's finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. *Bioscience* 53: 965–975.
- GOTELLI, N. J. 2000: Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Oecologia* 129: 281-291.
- GOTELLI, N.J. & ENTSMINGER. G.L. 2012: EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>

- GUO, Q. & MAGGI, K. 2004: Interpretation of scale in paired quadrat variance methods. *Journal of Vegetation Science* 15: 763-770.
- GUMPERTZ, M.L., GRAHAM, J.M. & RISTAINO, J.B. 1997: Autologistic model of spatial pattern of phytophthora epidemic in bell pepper: effects of soil variables on disease presence. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 2: 131-156,
- GUMPERTZ, M. L., WU, C. T. & PYE, J. M. 1999: Logistic regression for southern pine beetle outbreaks with spatial and temporal autocorrelation. *Forest Science* 46: 95-107.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990: *The Ants*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- KARLSON, R. H. & JACKSON, J. B. C. 1981: Competitive net-works and community structure: a simulation study. *Ecology* 62: 670-678.
- KNEITEL, J. M. & CHASE, J. M. 2004: Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69–80.
- KANESHIRO, K. Y. 1988 Speciation in the Hawaiian *Drosophila*. Sexual selection appears to play an important role. *BioScience* 38, 258–263.
- KRAINSKI, E. T., RIBEIRO JÚNIOR, P .J. 2007: Rcitrus: functions for the analysis of citrus disease data. R package version 0.3-0. Curitiba:UFPR/LEG.
- KRAINSKI, E. T., RIBEIRO JÚNIOR, P.J., BASSANEZI, R. B. & FRANCISCON, L. 2008: Autologistic model with an application to the citrus sudden death disease. *Scientia Agricola* 65: 541-547.
- KREBS, C. J. 1989: *Ecological methodology*. New York, Harper and Hall, 654 pp.
- KREBS, C. J. 1994: *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 4 (Eds.) HaperCollins College Publishers, New York, 801 pp.
- KORNFIELD, I. R. V. & SMITH, P. F. (2000) *African Cichlid Fishes: Model Systems for Evolutionary Biology*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 31: 163-196.
- LACH L.; PARR, C. L. & ABBOTT, K. L. 2010. *Ant Ecology*. Oxford University Press Inc., New York. 402 p.
- LIEBSCH, D., MARQUES, M. C. M. & GOLDENBERG, R. 2008: How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after disturbance? Changes in species

- composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141: 1717 – 1725.
- LONGINO J. T. 2009. Additions to the taxonomy of New World *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 2181: 1-902.
- LONGINO, J. T. & COLWELL, R. K. 2011: Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, 2: 3-29.
- LOSOS, J. B., JACKMAN, T.R., LARSON, A., QUEIROZ K., & RODRÍGUEZ-SCHETTINO, L. 1998: Historical Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115-2118.
- MCGILL, B. J. 2003: A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422: 881-885
- MACARTHUR, R. H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-/385.
- MADDEN, L. V. & HUGHES, G. 1995: Plant disease incidence: distributions, heterogeneity, and temporal analysis. *Annual Review of Phytopathology* 33: 529-564.
- MATOS, J.A., C.N. YAMANAKA, T.T. CASTELLANI & B.C. LOPES. 1994: Comparação da fauna de formigas de solo em áreas de plantio de *Pinus elliottii*, com diferentes graus de complexibilidade estrutural (Florianópolis,SC.). *Biotemas*, 7: 57-64.
- MERTL, A. L, WILKIE, K. T. R. & TRANIELLO, J. F. A. 2009: Impact of flooding on the species richness, density and composition of amazonian litter-nesting Ants. *Biotropica* 41: 633–641.
- MOREAU, C. S. 2008: Unraveling the evolutionary history of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 224–239.
- MYERS, J. H. 1978: Selecting a measure of dispersion. *Environment Entomology* 7: 619-621.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & MACHADO, J. N. M. 1993: Composição florística de uma floresta semidecídua montana, na Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais. *Acta Botânica Brasileira* 7: 19-30.
- PIE, M. R., TRANIELLO, J. F. A. 2007: Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. *Journal of Zoology* 271: 99–109.

- PRATT, H. D. 2005: The Hawaiian Honeycreepers (Bird Families of the World).. Oxford University Press 361 pp.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012: R A language and environment for statistical computing. Austria.Vienna: RFoundation for Statistical Computing. - ISBN 3-900051-00-3. URL <http://www.R-project.org>.
- RABINOVICH J. E. 1980: Introducción a la ecología de poblaciones animales. México, Continental, 313 pp.
- RAJAKUMAR, R. MAURO D. S., DIJKSTRA M. L. B., HUANG M. H., WHEELER D. E., HIOU-TIM F., KHILA A., COURNOYEA M. & ABOUHEI E. 2012. Ancestral Developmental Potential Facilitates Parallel Evolution in Ants. *Science* 335: 79.
- RANGEL T, DINIZ-FILHO J. A. F. & BINI L. M. 2006: Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321–327.
- RIBAS, C. R. & J. H. SCHOEREDER. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131: 606-611.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge 460 pp.
- SANDERS, N.J., CRUTSINGER, G. M., DUNN, R.R., MAJER J.D. & DELABIE, J.H.C. 2007: An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica* 39: 422-427.
- SANTOS, V. S., SANTOS-JR, L. C., SOARES, S. A., LOUREIRO, E. S, ANTONIALLI JR, W. F. 2011: Evaluation of Methods of Baiting Ants and Record of Associated Fungi Occurring in Hospitals in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Sociobiology* 57: 1-10.
- Sempo, G., D. S., Detrain, C., 2006. Spatial organization in a dimorphic ant: caste specificity of clustering patterns and area marking. *Behavioral Ecology* 17, 642–650.
- SOARES S. M. & SCHOEREDER J. H. 2001: Ant-nest distribution in a remnant of tropical rainforest in Southeastern Brazil. *Insect Soc* 48:280–286
- SOARES, S. A., LANGE, D. & ANTONIALLI-JR, W.F. 2007: Communities of Epigeic Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Area of Reforestation and in Native Forest. *Sociobiology* 49: 251-263.

- SOS MATA ATLÂNTICA, INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS, 2008. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2000 a 2009. <[http:// www.sosmatatlantica.org.br](http://www.sosmatatlantica.org.br)>.
- SPVS (SOCIEDADE DE PESQUISA EM VIDA SELVAGEM E EDUCAÇÃO AMBIENTAL). 1999: Plano de manejo para as unidades de conservação da “Área particular protegida Morro da Mina” vol. 2 – Planejamento estrutural e operativo da propriedade. - VERSÃO PRELIMINAR -. Curitiba: SPVS. Relatório não publicado.
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1992: Competitive-exclusion, or species aggregation - an aid in deciding. *Oecologia* 91: 419-424.
- TSCHÁ M. K. 2011. Processos evolutivos associados à coexistência interespecífica de formigas do gênero *Pheidole* Westwood (Formicidae: Myrmecinae). Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Entomologia, Setor de Ciências Biológicas da UFPR. Curitiba - PR. 55 pp.
- VIOLA, D. N., DEMÉTRIO, C. G. B., RIBEIRO JR, P. J. & MANLY, B. F. 2008: Uma avaliação do estimador de pseudo-verossimilhança para modelos autolísticos espaciais. *Revista Brasileira de Biometria* 26: 61-68.
- WALOFF N. & BLACKWITH R. E. 1962: The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavus* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) in Silkwood Park, Berkshire. *Journal of Animal Ecology* 31: 421-437.
- WIESCHER, P., PEARCE-DUVE, J. C. & FEENER D.JR. 2011. Environmental context alters ecological trade-offs controlling ant coexistence in a spatially heterogeneous region. *Ecological Entomology*, 36: 549–559.
- WILSON, E. O. 1990: Success and Dominance in Ecosystems. The Case of the Social Insects. Inter-Research 105 pp.
- WILSON, E. O. 2003: *Pheidole* in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 794 pp.
- WINSTON, M. R. 1995: Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist* 145: 527–545.
- ZHU, J., HUANG, H.C. & WU, J. 2005: Modeling spatial-temporal binary data using Markov random fields. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 10: 212-225.

8. Apêndices

Capítulo III

Tabela I: Teste qui-quadrado de aderência das frequências observadas às frequências esperadas pelas distribuições de Poisson, Binomial positiva e Binomial negativa para *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) coletadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

Espécies	Coleta	Poisson		Binomial positiva		Binomial negativa		
		χ^2	G.L.	χ^2	G.L.	K	χ^2	G.L.
<i>P. longiseta</i>	Out/09	0,0129 ^{ns*}	1	0,0123 ^{ic}	2	0,5	2,88 ^{ic}	4
	Abr/10	-	-	-	-	-	-	-
	Out/10	3248,3 ^{s*}	2	11602,5 ^s	1	0,5	54,48 ^s	0
	Abr/11	0,0129 ^{ns*}	2	0,0001 ^{ns}	1	7	0,0002 ^{ic}	1
<i>P. blumenauensis</i>	Out/09	-	-	-	-	-	-	-
	Abr/10	-	-	-	-	-	-	-
	Out/10	1287,8 ^s	2	2800 ^s	1	0,18	2,579 ^{ns*}	1
	Abr/11	607,89 ^s	2	481,5 ^s	1	0,27	159,8 ^{ns*}	1
<i>P. angusta</i>	Out/09	65,26 ^s	1	2464,5 ^s	1	0,20	1,879 ^{ns*}	2
	Abr/10	27,35 ^s	3	451,0 ^s	1	0,54	1,994 ^{ns*}	2
	Out/10	38,83 ^s	3	53,726 ^s	2	0,89	8,342 ^{ns*}	3
	Abr/11	46,13 ^s	3	674,7 ^s	2	0,76	0,635 ^{ns*}	4
<i>P. fallax</i>	Out/09	68,80 ^s	3	165,76 ^s	2	0,5	5,650 ^{ns*}	4
	Abr/10	28,66 ^s	4	67,40 ^s	2	0,9	5,88 ^{ns*}	4
	Out/10	68,80 ^s	3	30,98 ^s	5	0,5	5,650 ^{ns*}	4
	Abr/11	18,35 ^s	4	45,04 ^s	2	0,9	19,06 ^{ns*}	5
<i>P. flavens</i>	Out/09	28,93 ^s	5	13,62 ^s	i	2,9	17,85 ^{ns*}	5
	Abr/10	72,27 ^s	5	55,99 ^s	i	2,4	13,69 ^{ns*}	5
	Out/10	7,527 ^s	4	33,89 ^s	i	2,8	10,14 ^{ns*}	4
	Abr/11	52,71 ^s	4	48,69 ^s	3	1,55	1,623 ^{ns*}	4
<i>P. floricola</i>	Out/09	1784,1 ^s	2	2487 ^{ic}	i	0,09	5,585 ^{ns*}	1
	Abr/10	0,368 ^{ns}	2	0,022 ^{ns}	0	30	0,025 ^{ns*}	0
	Out/10	1381,2 ^s	2	7,58 ^{ic}	0	0,11	97,22 ^{ns}	i
	Abr/11	372,6 ^s	2	1504,1 ^{ns}	1	0,08	0,072 ^{ns*}	2
<i>P. gertrudae</i>	Out/09	1174 ^s	1	0,003 ^{ic}	0	2,8	0,004 ^{ns*}	0
	Abr/10	7135,2 ^s	2	2,157 ^{ns}	0	0,02	0,322 ^{ns*}	1
	Out/10	0,1148 ^s	2	59041 ^{ic}	0	0,37	0,285 ^{ns*}	0
	Abr/11	9486,5 ^s	2	2,400 ^{ns}	0	0,01	0,303 ^{ns*}	1
<i>P. lucretii</i>	Out/09	1288,6 ^s	1	975,3 ^s	1	0,22	1,307 ^{ns*}	2
	Abr/10	878,2 ^s	2	191,6 ^s	1	0,45	2,58 ^{ns*}	2
	Out/10	1108,4 ^s	2	40,85 ^s	1	0,22	1,348 ^{ns*}	2
	Abr/11	917,6 ^s	3	2372,0 ^s	1	0,23	1,985 ^{ns*}	3
<i>P. oliveirai</i>	Out/09	1409,7 ^{ns}	2	1601,5 ^{ic}	0	0,03	6,227 ^s	1
	Abr/10	471560 ^s	1	0,0002 ^{ns}	0	8	0,004 ^{ns}	0
	Out/10	0,0397 ^{ns}	2	0,0008 ^{ic}	0	10	0,016 ^s	0
	Abr/11	32620 ^s	3	8448,5 ^{ns}	0	0,04	0,205 ^{ns}	2
<i>P. oxyops</i>	Out/09	0,003 ^{ns}	1	0,003 ^{ns}	0	8	0,003 ^{ic}	0
	Abr/10	367,5 ^s	2	13590 ^s	1	0,25	35,30 ^{ns}	1
	Out/10	408,39 ^{ns}	2	1893,7 ^{ns}	1	0,43	2,060 ^{ic}	2
	Abr/11	1185,0 ^s	2	4490,8 ^s	1	0,20	7,580 ^s	2

<i>P. risii</i>	Out/09	-	-	-	-	-	-	-
	Abr/10	-	-	-	-	-	-	-
	Out/10	348609,2 ^s	1	9337,7 ^s	0	0,00 ^s	8,8096 ^{ns}	i
	Abr/11							
<i>P. pubventris</i>	Out/09	-	-	-	-	-	-	-
	Abr/10	-	-	-	-	-	-	-
						0,34		
	Out/10	778,3 ^s	2	672,0 ^s	1	8	0,3586 ^{ns}	2
<i>P. vafra</i>	Abr/11	475,56 ^s	2	5835,8 ^s	1	0,92	504,75 ^{ns}	4
	Out/09	299,7 ^s	2	48142 ^{ic}	0	0,43	328,4 ^{ic}	0
	Abr/10	293,42 ^s	2	29763,8 ^s	0	0,63	0,055 ^{ns}	0
	Out/10	871,4 ^s	2	199219 ^{ic}	0	0,16	135,7 ^{ic}	0
<i>P. laevifrons</i>	Abr/11	485,02 ^s	0	91930 ^s	0	0,27	0,0279 ^{ns}	0
	Out/09	30,144 ^s	4	35,73 ^s	3	1,30	18,80 ^{ns}	5
	Abr/10	28,154 ^s	4	55,11 ^s	3	1,08	11,56 ^{ns}	4
	Out/10	47,78 ^s	3	61,41 ^s	2	0,80	4,576 ^{ns}	3
<i>P. sospes</i>	Abr/11	58,46 ^s	4	124,33 ^s	3	0,62	11,59 ^{ns}	5
	Out/09	0,333 ^{ns}	2	0,320 ^{ic}	0	21	0,350 ^{ic}	0
	Abr/10	2381,0 ^s	2	762041 ^s	0	0,07	66,98 ^s	0
						0,16		
<i>P. synarmata</i>	Out/10	1206, ^{ns}	2	19256 ^{ic}	0	5	0,170 ^{ns}	1
	Abr/11	0,0129 ^s	1	0,0001 ^s	2	9	0,0002 ^{ns}	0
	Out/09	-	-	-	-	-	-	-
	Abr/10	117468 ^s	1	0,000 ^{ns}	0	8	2,593 ^{ns}	0
<i>P. termitobia</i>	Out/10	3248,3 ^s	2	11602 ^s	0	0,05	54,48 ^{ns}	0
	Abr/11	27154 ^s	2	711,4 ^s	1	0,2	0,389 ^{ns}	2
	Out/09	-	-	-	-	-	-	-
	Abr/10	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. eidmanni</i>	Out/10	0,05 ^{ns}	2	0,0014 ^s	0	11	0,0018 ^s	0
	Abr/11	31686 ^s	2	8,1027 ^s	1	0,09	0,8747 ^{ns}	2
	Out/09	1,853 ^s	2	2456 ^{ic}	0	0,7	0,166 ^{ns}	0
	Abr/10	97,72 ^{ns}	2	1099 ^s	0	1,9	1189, ^{ns}	0
<i>P. tristis</i>	Out/10	13,48	2	10537 ^{ic}	0	0,23	0,4920 ^{ns}	1
	Abr/11	2033, ^{s*}	2	122376 ^s	0	0,12	109,04 ^{ns}	2
	Out/09	19,62 ^s	3	465,5 ^s	1	0,7	0,219 ^{ns}	2
	Abr/10	19,97 ^s	4	62,81 ^s	3	1,4	13,99 ^{ns}	4
<i>P. tristis</i>	Out/10	48,82 ^s	5	27,92 ^s	3	2,1	19,58 ^{ns}	5
	Abr/11	41,25 ^s	5	48,00 ^s	3	1,9	22,75 ^{ns}	6

G.L.: número de graus de liberdade do qui-quadrado;

^{NS*}: não significativo a 5% de probabilidade;

^{s*}: (*) para significativo a 5% de probabilidade;

i: número de classe de frequência insuficiente para a realização do teste.

Tabela II. Índices de dispersão para distribuição espacial *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) coletadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

Espécies	Coleta	I_{δ}	I	C_x	k
<i>P. longiseta</i>	Out/2009	0,00 ^{AL}	1,00 ^{AL}	-0,333 ^{RG}	8,1 ^{AL}
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	17,36 ^{AG}	1,21 ^{AG}	-0,124 ^{RG}	0,059 ^{AG}
	Abr/2011	0,00 ^{AL}	0,72 ^{AL}	-0,327 ^{RG}	8,1 ^{AL}
<i>P. blumenauensis</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	6,10 ^{AG}	1,33 ^{AG}	-0,024 ^{RG}	0,181 ^{AG}
	Abr/2011	4,81 ^{AG}	1,24 ^{AG}	-0,025 ^{RG}	0,280 ^{AG}
<i>P. angusta</i>	Out/2009	6,48 ^{AG}	1,64 ^{AG}	-0,012 ^{RG}	0,206 ^{AG}
	Abr/2010	2,57 ^{AG}	1,17 ^{AG}	-0,008 ^{RG}	0,542 ^{AG}
	Out/2010	1,93 ^{AG}	1,92 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	0,894 ^{AG}
	Abr/2011	2,17 ^{AG}	1,40 ^{AG}	-0,003 ^{RG}	0,951 ^{AG}
<i>P. fallax</i>	Out/2009	3,10 ^{AG}	1,75 ^{AG}	-0,004 ^{RG}	0,512 ^{AG}
	Abr/2010	2,04 ^{AG}	1,51 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	0,911 ^{AG}
	Out/2010	3,10 ^{AG}	1,75 ^{AG}	-0,003 ^{RG}	0,515 ^{AG}
	Abr/2011	1,59 ^{AG}	1,38 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	0,910 ^{AG}
<i>P. flavens</i>	Out/2009	1,34 ^{AG}	1,29 ^{AG}	-0,746 ^{RG}	2,91 ^{AG}
	Abr/2010	1,42 ^{AG}	1,46 ^{AG}	-0,001 ^{RG}	2,46 ^{AG}
	Out/2010	1,38 ^{AG}	1,27 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	2,83 ^{AG}
	Abr/2011	1,62 ^{AG}	1,53 ^{AG}	-0,001 ^{RG}	1,56 ^{AG}
<i>P. floricola</i>	Out/2009	12,3 ^{AG}	1,40 ^{AG}	-0,040 ^{RG}	0,09 ^{AG}
	Abr/2010	0,00 ^{AL}	0,15 ^{AL}	-0,031 ^{RG}	30 ^{AL}
	Out/2010	9,47 ^{AG}	1,17 ^{AG}	-0,096 ^{RG}	0,11 ^{AG}
	Abr/2011	11,6 ^{AG}	2,31 ^{AG}	-0,0191 ^{RG}	0,08 ^{AG}
<i>P. gertrudae</i>	Out/2009	0,00 ^{AL}	1,00 ^{AL}	-0,001 ^{RG}	2,80 ^{AG}
	Abr/2010	45,4 ^{AG}	2,04 ^{AG}	-0,098 ^{RG}	0,02 ^{AG}
	Out/2010	3,65 ^{AG}	1,28 ^{AG}	-0,055 ^{RG}	0,37 ^{AG}
	Abr/2011	55,6 ^{AG}	2,12 ^{AG}	-0,109 ^{RG}	0,02 ^{AG}
<i>P. lucretii</i>	Out/2009	4,8 ^{AG}	1,32 ^{AG}	-0,018 ^{RG}	0,23 ^{AG}
	Abr/2010	2,94 ^{AG}	1,32 ^{AG}	-0,011 ^{RG}	0,43 ^{AG}
	Out/2010	5,11 ^{AG}	1,42 ^{AG}	-0,014 ^{RG}	0,22 ^{AG}
	Abr/2011	5,50 ^{AG}	1,82 ^{AG}	-0,009 ^{RG}	0,23 ^{AG}
<i>P. oliveirai</i>	Out/2009	29,2 ^{AG}	1,97 ^{AG}	-0,053 ^{RG}	0,03 ^{AG}
	Abr/2010	0,00 ^{AL}	0,71 ^{AL}	-0,250 ^{RG}	8,98 ^{AL}
	Out/2010	0,00 ^{AL}	0,99 ^{AL}	-0,166 ^{RG}	10 ^{AL}
	Abr/2011	0,01 ^{AL}	0,11 ^{AL}	-0,034 ^{RG}	8,04 ^{AL}
<i>P. oxyops</i>	Out/2009	0,00 ^{AL}	0,54 ^{AL}	-1,000 ^{RG}	8,1 ^{AL}
	Abr/2010	5,90 ^{AG}	1,30 ^{AG}	-0,025 ^{RG}	0,25 ^{AG}
	Out/2010	3,65 ^{AG}	1,20 ^{AG}	-0,125 ^{RG}	0,626 ^{AG}
	Abr/2011	5,44 ^{AG}	1,43 ^{AG}	-0,015 ^{RG}	0,20 ^{AG}
<i>P. risii</i>	Out/2009				
	Abr/2010				
	Out/2010	2,08 ^{AG}	1,66 ^{AG}	-0,411 ^{RG}	0,00 ^{AG}
	Abr/2011				

<i>P. pubventris</i>	Out/2009				
	Abr/2010				
	Out/2010	3,65 ^{AG}	1,25 ^{AG}	-0,016 ^{RG}	0,38 ^{AG}
	Abr/2011	1,97 ^{AG}	1,48 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	0,93 ^{AG}
<i>P. vafra</i>	Out/2009	3,29 ^{AG}	1,07 ^{AG}	-0,005 ^{RG}	0,43 ^{AG}
	Abr/2010	2,52 ^{AG}	1,17 ^{AG}	-0,032 ^{RG}	0,64 ^{AG}
	Out/2010	6,87 ^{AG}	1,12 ^{AG}	-0,076 ^{RG}	0,16 ^{AG}
	Abr/2011	4,60 ^{AG}	1,16 ^{AG}	-0,062 ^{RG}	0,28 ^{AG}
<i>P. laevifrons</i>	Out/2009	1,70 ^{AG}	1,52 ^{AG}	-0,001 ^{RG}	1,30 ^{AG}
	Abr/2010	1,89 ^{AG}	1,47 ^{AG}	-0,002 ^{RG}	1,08 ^{AG}
	Out/2010	2,16 ^{AG}	1,38 ^{AG}	-0,004 ^{RG}	0,80 ^{AG}
	Abr/2011	2,63 ^{AG}	1,92 ^{AG}	-0,001 ^{RG}	0,62 ^{AG}
<i>P. schwarzmaieri</i>	Out/2009	0,00 ^{AL}	0,97 ^{AL}	-0,052 ^{RG}	21,0 ^{AL}
	Abr/2010	13,8 ^{AG}	1,41 ^{AG}	-0,114 ^{RG}	0,08 ^{AG}
	Out/2010	6,58 ^{AG}	1,17 ^{AG}	-0,005 ^{RG}	0,16 ^{AG}
	Abr/2011	0,00 ^{AL}	1,18 ^{AG}	-0,335 ^{RG}	9,00 ^{AL}
<i>P. synarmata</i>	Out/2009				
	Abr/2010	0,00 ^{AL}	0,19 ^{AL}	-0,999 ^{RG}	11,0 ^{AL}
	Out/2010	5,99 ^{AG}	1,74 ^{AG}	-0,009 ^{RG}	0,21 ^{AG}
	Abr/2011	6,43 ^{AG}	1,68 ^{AG}	-0,016 ^{RG}	0,20 ^{AG}
<i>P. termitobia</i>	Out/2009				
	Abr/2010				
	Out/2010	0,00 ^{AL}	0,41 ^{AL}	-0,128 ^{RG}	11 ^{AL}
	Abr/2011	9,91 ^{AG}	1,43 ^{AG}	-0,024 ^{RG}	0,09 ^{AG}
<i>P. eidmanni</i>	Out/2009	2,37 ^{AG}	1,07 ^{AG}	-0,031 ^{RG}	0,71 ^{AG}
	Abr/2010	1,54 ^{AG}	1,02 ^{AG}	-0,057 ^{RG}	1,95 ^{AG}
	Out/2010	4,73 ^{AG}	1,19 ^{AG}	-0,039 ^{RG}	0,23 ^{AG}
	Abr/2011	7,71 ^{AG}	1,56 ^{AG}	-0,018 ^{RG}	0,12 ^{AG}
<i>P. tristis</i>	Out/2009	2,31 ^{AG}	1,28 ^{AG}	-0,007 ^{RG}	0,74 ^{AG}
	Abr/2010	1,62 ^{AG}	1,39 ^{AG}	-0,009 ^{RG}	1,46 ^{AG}
	Out/2010	1,44 ^{AG}	1,39 ^{AG}	-0,001 ^{RG}	2,10 ^{AG}
	Abr/2011	1,49 ^{AG}	1,49 ^{AG}	-0,008 ^{RG}	1,90 ^{AG}

Tabela III: Resultados em *p.valores* dos índices de dispersão do modelo binomial para vários quadrats no grid com as ocorrências de *Pheidole*, Morro da Mina, nos períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

Coleta I		Tamanho dos Quadrats							
Espécies	2x2	3x3	4x4	5x5	6x6	7x7	8x8	9x9	10x10
<i>P.fallax</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.laevifrons</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.eidmanni</i>	<0	0.719	0.098	<0	0.012	0.048	0.006	0.000	0.000
<i>P.flavens</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.oxyops</i>	0.005	<0	0	0.006	0.037	0.004	<0	0.061	0.049
<i>P.tristis</i>	<0	<0	0	0.000	<0	<0	0.000	<0	0.001
<i>P.lucreti</i>	<0	0.000	0	<0	<0	0.004	<0	0.000	<0
<i>P.vafra</i>	0.587	0.657	0.168	<0	0.152	0.001	0.001	0.029	0.000
<i>P.angusta</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.gertrudae</i>	0.575	0.628	0.687	0.216	0.179	0.001	0.360	0.297	0.207
<i>P.floricola</i>	0.017	<0	0	<0	<0	<0	0.000	0.000	<0
<i>P.longiseta</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	0.000	<0	<0
<i>P.oliveirai</i>	<0	<0	0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.sospes</i>	0.579	0.643	0.124	0.000	0.290	0.016	0.000	<0	<0

Coleta II									
Espécies									
<i>P.fallax</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.laevifrons</i>	0.001	0.003	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.eidmanni</i>	0.612	0.004	0.310	0.480	0.031	0.246	0.002	0.009	0.077
<i>P.flavens</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.oxyops</i>	0.001	0.096	<0	<0	0.000	0.001	0	0.000	0.000
<i>P.tristis</i>	0.002	0.000	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.lucreti</i>	0.001	<0	<0	<0	0.000	0.000	0.000	0.003	0.002
<i>P.vafra</i>	0.006	0.190	0.098	0	0.055	0.012	0.023	0.033	0.001
<i>P.angusta</i>	0.012	0.001	0	0.014	0.004	0.000	0.001	0.001	0.006
<i>P.gertrudae</i>	0.234	0.001	0	0.003	0.003	<0	<0	<0	<0
<i>P.floricola</i>	0.579	0.643	0.697	0.246	0.099	0.004	0.024	0.011	0.030
<i>P.synarmata</i>	0.503	0.508	0.512	0.517	0.504	0.525	0.507	0.533	0.537
<i>P.oliveirai</i>	0.507	0.516	0.523	0.530	0.522	0.545	0.530	0.559	0.565
<i>P.sospes</i>	0.532	<0	<0	0.611	0.018	0.066	0.081	0.160	0.727

Coleta III									
Espécies									
<i>P.fallax</i>	0.003	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.laevifrons</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.eidmanni</i>	0.006	0.011	0.054	0.001	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.flavens</i>	<0	0.008	<0	<0	<0	0.001	0.001	0.004	0.004
<i>P.oxyops</i>	0.001	0.002	<0	<0	0.001	<0	0.001	<0	<0
<i>P.tristis</i>	<0	0.007	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.lucreti</i>	<0	0.005	<0	<0	0.002	<0	0.008	0.006	0.004
<i>P.vafra</i>	<0	0.014	0.092	0.084	0.015	0.002	0.015	0.033	0.007
<i>P.angusta</i>	0.033	<0	<0	0.001	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.gertrudae</i>	0.021	0.009	0.006	0.032	0.006	0.250	0.181	0.029	0.017
<i>P.floricola</i>	0.554	0.599	0.026	0.676	0.705	0.030	0.311	0.119	0.178
<i>P.synarmata</i>	0.587	0.055	0.007	0.002	0.124	0.001	0.036	0.006	0.004

Continuação

Coleta III									
Espécies	Tamanho dos Quadrats								
	2x2	3x3	4x4	5x5	6x6	7x7	8x8	9x9	10x10
<i>P.oliveirai</i>	0.520	0.531	0.555	0.571	0.539	0.565	0.553	0.610	0.649
<i>P.sospes</i>	0.005	0.002	0.001	0.003	0.004	0.025	0.009	0.034	0.004
<i>P.synarmata</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.termitobia</i>	<0	0.013	0.006	0.021	0.041	0.003	0.225	0.002	0.002
<i>P.blumenauensi</i>	0.142	0.098	<0	<0	<0	<0	0.004	<0	<0
<i>P.pubiventris</i>	0.037	0	0.002	<0	<0	<0	0.003	0.002	0.002
<i>P.risii</i>	<0	0.008	<0	0.004	0.001	0.002	0.004	0.007	0.136

Coleta IV									
Espécies									
<i>P.fallax</i>	0.001	<0	<0	<0	<0	0.006	<0	0.008	0.001
<i>P.laevifrons</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.eidmanni</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.flavens</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	0.001
<i>P.oxyops</i>	0.054	<0	<0	<0	<0	<0	0.001	<0	<0
<i>P.tristis</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.lucreti</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.vafra</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.angusta</i>	<0	<0	<0	<0	0.001	0.003	0.003	<0	0.005
<i>P.gertrudae</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.floricola</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	0.002
<i>P.synarmata</i>	0.001	<0	<0	<0	<0	<0	0.024	<0	<0
<i>P.oliveirai</i>	0.001	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.sospes</i>	0.507	0.516	0.523	0.530	0.522	0.547	0.530	0.559	0.565
<i>P.synarmata</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	0.001	<0
<i>P.termitobia</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.blumenauensi</i>	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0	<0
<i>P.pubiventris</i>	0.001	0.001	0.009	0.0001	0.007	0.001	0.002	0.009	<0

Tabela IV. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de outubro de 2009.

Espécies	Modelos							
Coleta I	β_0	$p0$	λ_1	$p1$	λ_2	$p2$	λ_3	$p3$
<i>P. fallax</i>	-3.63	<0.00	1.52	<0.00	0.10	0.63	0.34	0.01
<i>P. laevifrons</i>	-4.24	<0.00	2.36	<0.00	-0.07	0.83	0.59	<0.00
<i>P. eidmanni</i>	-5.89	<0.00	3.20	<0.00	ic	ic	ic	-
<i>P. flavens</i>	-3.38	<0.00	1.26	<0.00	0.25	0.12	0.22	0.05
<i>P. oxyops</i>	-4.93	<0.00	1.39	<0.00	1.13	0.02	0.95	0.00
<i>P. tristis</i>	-3.15	<0.00	1.14	<0.00	0.53	0.00	0.08	0.40
<i>P. lucretii</i>	-5.31	<0.00	2.85	<0.00	0.41	0.56	1.36	0.00
<i>P. vafra</i>	-5.38	<0.00	2.85	<0.00	1.36	0.04	0.56	0.39
<i>P. angusta</i>	-3.77	<0.00	1.48	<0.00	-0.06	0.80	0.46	<0.00
<i>P. gertrudae</i>	-4.36	<0.00	1.12	<0.00	1.26	<0.00	-0.59	0.20
<i>P. floricola</i>	-6.42	<0.00	ic	-	ic	-	ic	-
<i>P. longiseta</i>	-6.08	<0.00	ic	-	3.25	<0.00	ic	-
<i>P. oliveirai</i>	-7.29	<0.00	ic	-	ic	-	ic	-
<i>P. schwarzmaieri</i>	-6.48	<0.00	ic	-	4.84	<0.00	ic	-

Tabela V. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de abril de 2010.

Espécies	Modelos							
Coleta II	β_0	$p0$	λ_1	$p1$	λ_2	$p2$	λ_3	$p3$
<i>P. fallax</i>	-3.87	<0.00	1.79	<0.00	0.77	<0.00	0.12	0.43
<i>P. laevifrons</i>	-3.61	<0.00	1.18	<0.00	0.71	<0.00	0.34	0.01
<i>P. eidmanni</i>	-5.97	<0.00	2.79	<0.00	ic	<0.00	2.03	<0.00
<i>P. flavens</i>	-3.15	<0.00	1.12	<0.00	0.39	<0.00	0.21	0.01
<i>P. oxyops</i>	-5.56	<0.00	2.79	<0.00	1.18	0.13	0.96	0.08
<i>P. tristis</i>	-3.41	<0.00	1.13	<0.00	0.51	<0.00	0.22	0.05
<i>P. lucretii</i>	-5.06	<0.00	1.93	<0.00	2.18	<0.00	0.72	0.04
<i>P. vafra</i>	-5.87	<0.00	3.43	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. angusta</i>	-4.62	<0.00	2.15	<0.00	0.59	0.24	0.06	0.89
<i>P. gertrudae</i>	-5.66	<0.00	3.43	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. floricola</i>	-6.13	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. oliveirai</i>	-7.66	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. schwarzmaieri</i>	-7.02	<0.00	5.02	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. synarmata</i>	-8.25	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00

Legenda para as Tabelas IV a VII:
 Números em negrito = valores não significativos
 IC= Insuficiência de classes.

Tabela VI. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de outubro de 2010.

Espécies	Modelos							
Coleta III	β_0	$p0$	λ_1	$p1$	λ_2	$p2$	λ_3	$p3$
<i>P. fallax</i>	-3.63	<0.00	1.52	<0.00	0.10	0.63	0.34	0.01
<i>P. laevifrons</i>	-4.24	<0.00	2.36	<0.00	-0.07	0.83	0.59	<0.00
<i>P. eidmanni</i>	-5.89	<0.00	3.20	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. flavens</i>	-3.38	<0.00	1.26	<0.00	0.25	0.12	0.22	0.05
<i>P. oxyops</i>	-4.93	<0.00	1.39	<0.00	1.13	0.02	0.95	<0.00
<i>P. tristis</i>	-3.15	<0.00	1.14	<0.00	0.53	<0.00	0.08	0.40
<i>P. lucretii</i>	-5.31	<0.00	2.85	<0.00	0.41	0.56	1.36	<0.00
<i>P. vafra</i>	-5.38	<0.00	2.85	<0.00	1.36	0.04	0.56	0.39
<i>P. angusta</i>	-3.77	<0.00	1.48	<0.00	-0.06	0.80	0.46	<0.00
<i>P. gertrudae</i>	-4.36	<0.00	1.12	<0.00	1.26	<0.00	-0.59	0.20
<i>P. floricola</i>	-7.29	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. oliveirai</i>	-5.12	<0.00	2.90	<0.00	-1.06	0.05	1.64	<0.00
<i>P. schwarzmaieri</i>	-5.30	<0.00	3.34	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. synarmata</i>	-5.32	<0.00	2.49	<0.00	ic	<0.00	1.58	<0.00
<i>P. termitobia</i>	-5.87	<0.00	3.08	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. blumenauensis</i>	-3.63	<0.00	1.52	<0.00	0.10	0.63	0.34	0.01
<i>P. pubiventris</i>	-4.24	<0.00	2.36	<0.00	-0.07	0.83	0.59	<0.00
<i>P. risii</i>	-5.89	<0.00	3.20	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00

Tabela VII. Estimativas dos parâmetros e significância para os modelos ajustados aos dados de ocorrências de *Pheidole* em Mata Atlântica, Antonina, PR no período de abril de 2011.

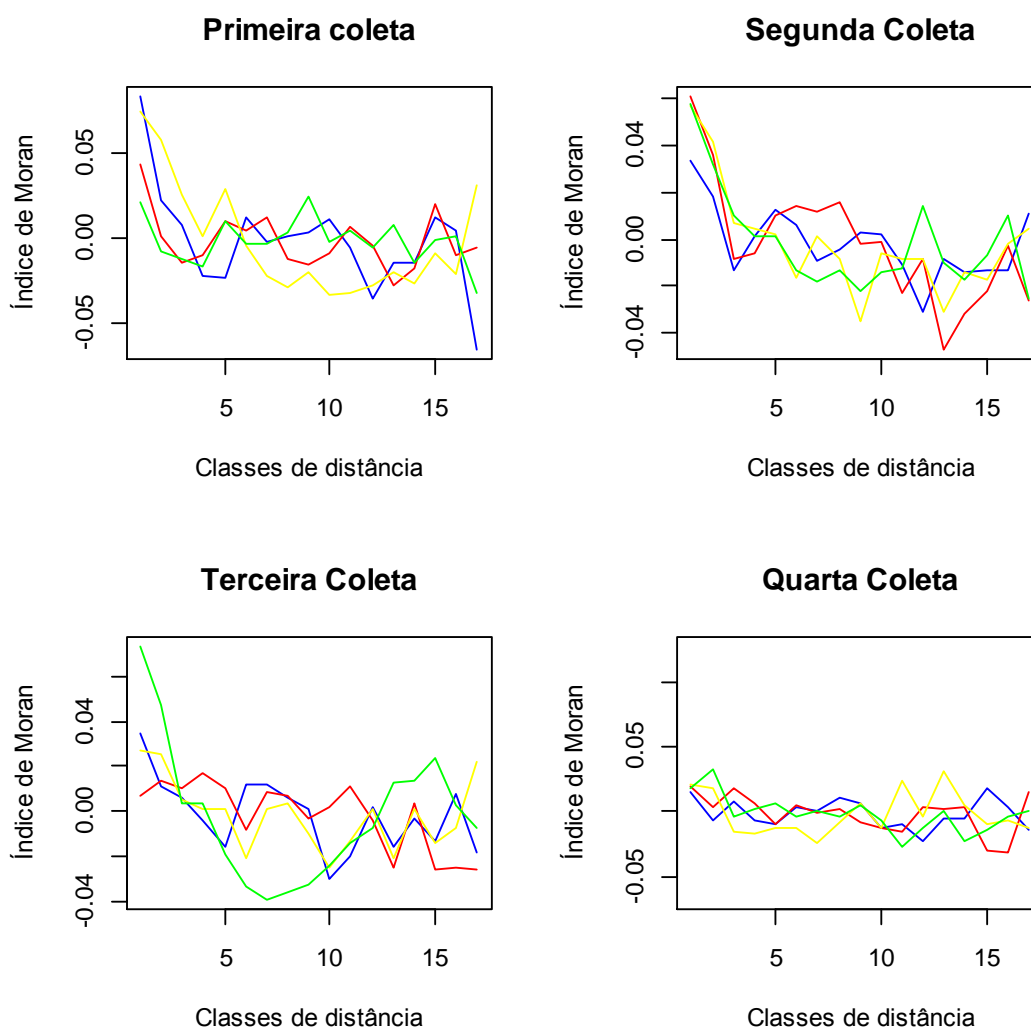
Espécies	Modelos							
Coleta IV	β_0	$p0$	λ_1	$p1$	λ_2	$p2$	λ_3	$p3$
<i>P. fallax</i>	-3.53	<0.00	1.46	<0.00	0.89	<0.00	-0.12	0.37
<i>P. laevifrons</i>	-4.02	<0.00	2.23	<0.00	0.12	0.53	0.74	<0.00
<i>P. eidmanni</i>	-5.52	<0.00	3.61	<0.00	2.00	<0.00	0.25	0.61
<i>P. flavens</i>	-3.52	<0.00	1.61	<0.00	0.88	<0.00	0.14	0.16
<i>P. oxyops</i>	-5.13	<0.00	2.94	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. tristis</i>	-3.18	<0.00	1.34	<0.00	0.82	<0.00	0.09	0.23
<i>P. lucretii</i>	-5.04	<0.00	3.00	<0.00	1.90	<0.00	<0.00	0.99
<i>P. vafra</i>	-3.86	<0.00	2.06	<0.00	0.75	<0.00	0.22	0.10
<i>P. angusta</i>	-3.98	<0.00	1.96	<0.00	0.95	<0.00	0.07	0.67
<i>P. gertrudae</i>	-4.26	<0.00	2.53	<0.00	1.53	<0.00	-0.47	0.03
<i>P. floricola</i>	-5.75	<0.00	3.49	<0.00	1.94	<0.00	0.34	0.52
<i>P. oliveirai</i>	-6.20	<0.00	4.41	<0.00	2.55	<0.00	0.04	0.97
<i>P. schwarzmaieri</i>	-7.66	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. synarmata</i>	-5.39	<0.00	3.17	<0.00	2.13	<0.00	0.30	0.48
<i>P. termitobia</i>	-5.76	<0.00	3.56	<0.00	3.37	<0.00	-2.73	0.09
<i>P. blumenauensis</i>	-5.68	<0.00	3.44	<0.00	ic	<0.00	ic	<0.00
<i>P. pubiventris</i>	-4.81	<0.00	2.94	<0.00	1.52	<0.00	-0.03	0.92

Tabela VIII. Autocorrelação espacial, com base no cálculo do Índice de Moran, para espécies do gênero de *Pheidole* (Westwood) (Formicidae: Myrmicinae) com base nas frequências observadas.

Espécies	Coleta	Observado	Esperado	Desvio pad.	p
<i>P. longiseta</i>	Out/2009	0.0017	0.0016	0.0022	0.0940
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	0.0150	0.0016	0.0022	0.0080
	Abr/2011	0.0137	0.0016	0.0022	0
<i>P. blumenauensis</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	0.0106	0.0016	0.0022	0.0003
	Abr/2011	0.0174	0.0016	0.0022	0
<i>P. angusta</i>	Out/2009	0.0297	0.0016	0.0022	0
	Abr/2010	0.0011	0.0016	0.0022	0.0022
	Out/2010	0.0267	0.0016	0.0022	0
	Abr/2011	0.0021	0.0016	0.0022	0.0965
<i>P. falax</i>	Out/2009	0.0270	0.0016	0.0022	0
	Abr/2010	0.0131	0.0016	0.0022	0.0007
	Out/2010	0.0124	0.0016	0.0022	0.0007
	Abr/2011	0.0050	0.0016	0.0022	0.0030
<i>P. flavens</i>	Out/2009	0.0127	0.0016	0.0022	0.0030
	Abr/2010	0.0196	0.0016	0.0022	0
	Out/2010	0.0050	0.0016	0.0022	0.0035
	Abr/2011	0.0083	0.0016	0.0022	0.0010
<i>P. floricola</i>	Out/2009	0.0047	0.0016	0.0022	0.0033
	Abr/2010	0.0101	0.0016	0.0022	0.0001
	Out/2010	0.0031	0.0016	0.0022	0.0255
	Abr/2011	0.0037	0.0016	0.0022	0.0129
<i>P. gertrudae</i>	Out/2009	0.0019	0.0016	0.0022	0.8320
	Abr/2010	0.0140	0.0016	0.0022	0.0006
	Out/2010	0.0018	0.0016	0.0022	0.1117
	Abr/2011	0.0008	0.0016	0.0022	0.1953
<i>P. lucretii</i>	Out/2009	0.0104	0.0016	0.0022	0.0080
	Abr/2010	0.0041	0.0016	0.0022	0.1073
	Out/2010	0.0055	0.0016	0.0022	0.0014
	Abr/2011	0.0052	0.0016	0.0022	0.0020
<i>P. oliveirai</i>	Out/2009	0.0072	-	0.0022	0.0025
	Abr/2010	0.0017	0.00160	0.0020	0.0926
	Out/2010	0.0007	0.00160	0.0021	0.0452
	Abr/2011	0.0017	0.00160	0.0020	0.0926
<i>P. oxyops</i>	Out/2009	0.0008	0.00160	0.0216	0.0260
	Abr/2010	0.0105	0.00160	0.2237	0.0003
	Out/2010	0.0126	0.00160	0.0216	0.0002
	Abr/2011	0.0100	0.00160	0.2241	0.0004

<i>P. risii</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	0.0007	0.00160	0.2241	0.0004
	Abr/2011	-	-	-	-
<i>P. pubventris</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	0.0042	0.00160	0.0022	0.0095
	Abr/2011	0.0333	0.00160	0.0022	0
<i>P. vafra</i>	Out/2009	0.0124	0.00160	0.0022	0.0002
	Abr/2010	0.0208	0.00160	0.0022	0
	Out/2010	0.0012	0.00160	0.0022	0.1942
	Abr/2011	0.0012	0.00160	0.0022	0.1903
<i>P. laevifrons</i>	Out/2009	0.0270	0.00160	0.0022	0
	Abr/2010	0.0208	0.00160	0.0022	0
	Out/2010	0.0101	0.00160	0.0022	0.0002
	Abr/2011	0.0070	0.00160	0.0022	0.0033
<i>P. schwarzmaeiri</i>	Out/2009	0.0131	0.00160	0.0022	0.0003
	Abr/2010	0.0003	0.00160	0.2022	0.0563
	Out/2010	0.0017	0.00160	0.2219	0.0132
	Abr/2011	0.0003	0.00160	0.0022	0.0563
<i>P. synarmata</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	0.0018	0.00162	0.0022	0.8950
	Out/2010	0.0090	0.00160	0.0022	0.0016
	Abr/2011	0.0018	0.00160	0.0021	0.8950
<i>P. termitobia</i>	Out/2009	-	-	-	-
	Abr/2010	-	-	-	-
	Out/2010	0.0122	0.00162	0.0022	0.0090
	Abr/2011	0.0396	0.00162	0.0022	0
<i>P. eidmanni</i>	Out/2009	0.0138	0.00160	0.0022	0.0005
	Abr/2010	0.0040	0.00160	0.0022	0.0120
	Out/2010	0.0182	0.00160	0.0022	0
	Abr/2011	0.0123	0.00160	0.0022	0.0030
<i>P. tristis</i>	Out/2009	0.0074	0.00160	0.0022	0.0050
	Abr/2010	0.0189	0.00160	0.0022	0
	Out/2010	0.0088	0.00160	0.0022	0
	Abr/2011		0.00160	0.0022	0.004

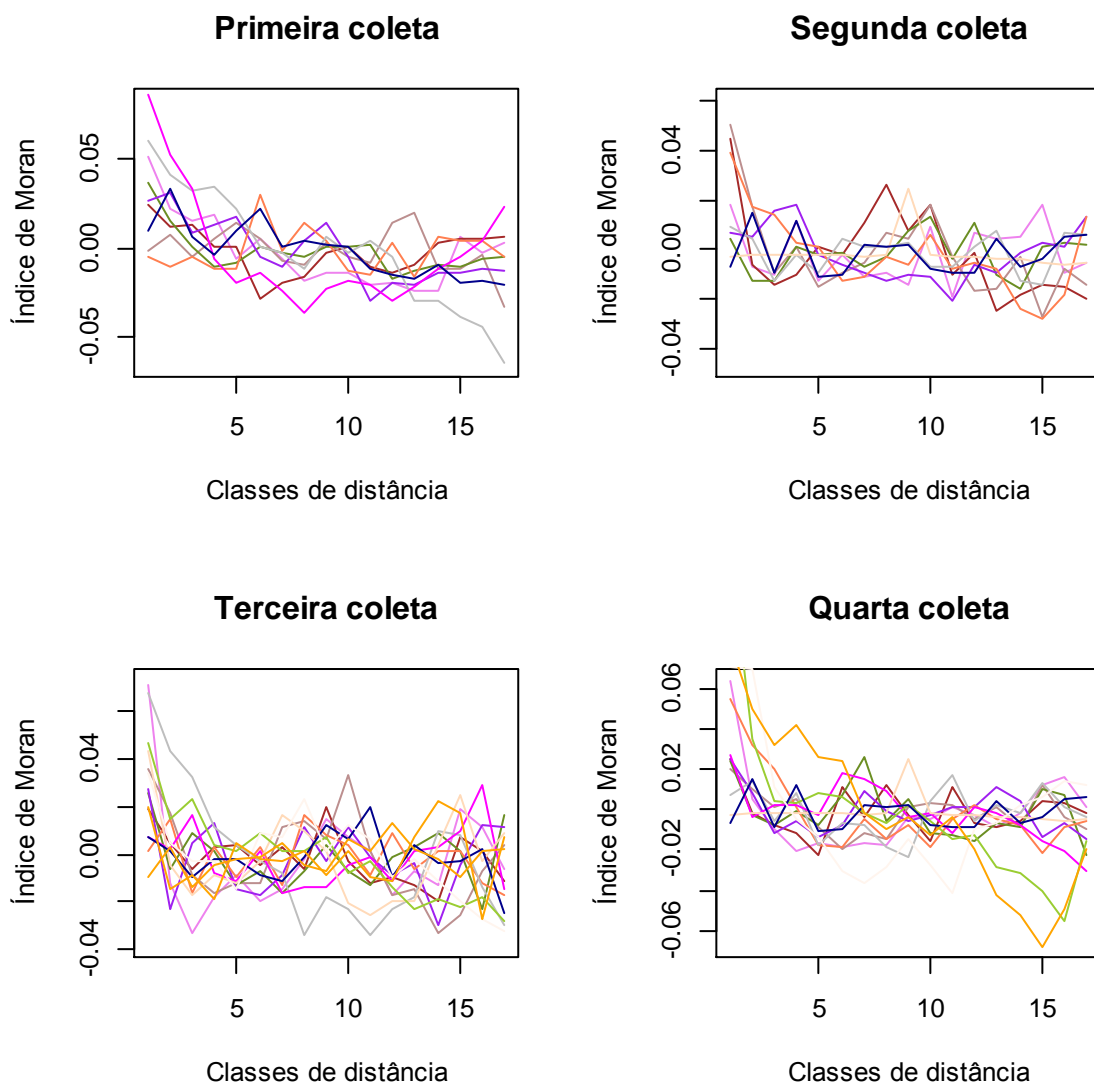
Figura 2: Autocorrelação espacial das espécies de *Pheidole* mais frequentes ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011



Legenda:

- fallax
- laevifrons
- eidmanni
- flavens
- oxyops
- tristis
- lucretii
- vafra
- angusta
- gertrudae
- floricola
- longiseta
- oliveirai
- schwarzmaieri
- synarmata
- termitobia
- blumenauensis
- pubventris
- risii

Figura 3: Autocorrelação espacial das espécies de *Pheidole* menos frequentes ao logo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011



Legenda:

- fallax
- laevifrons
- eidmanni
- flavens
- oxyops
- tristis
- lucretii
- vafra
- angusta
- gertrudae
- floricola
- longiseta
- oliveirai
- schwarzmaieri
- synmata
- termitobia
- blumenauensis
- pubventris
- risii

Figura 4: Mapas das ocorrências das espécies de *Pheidole* ao longo das coletas realizadas no Morro da Mina, PR entre os períodos de outubro de 2009 a abril de 2011.

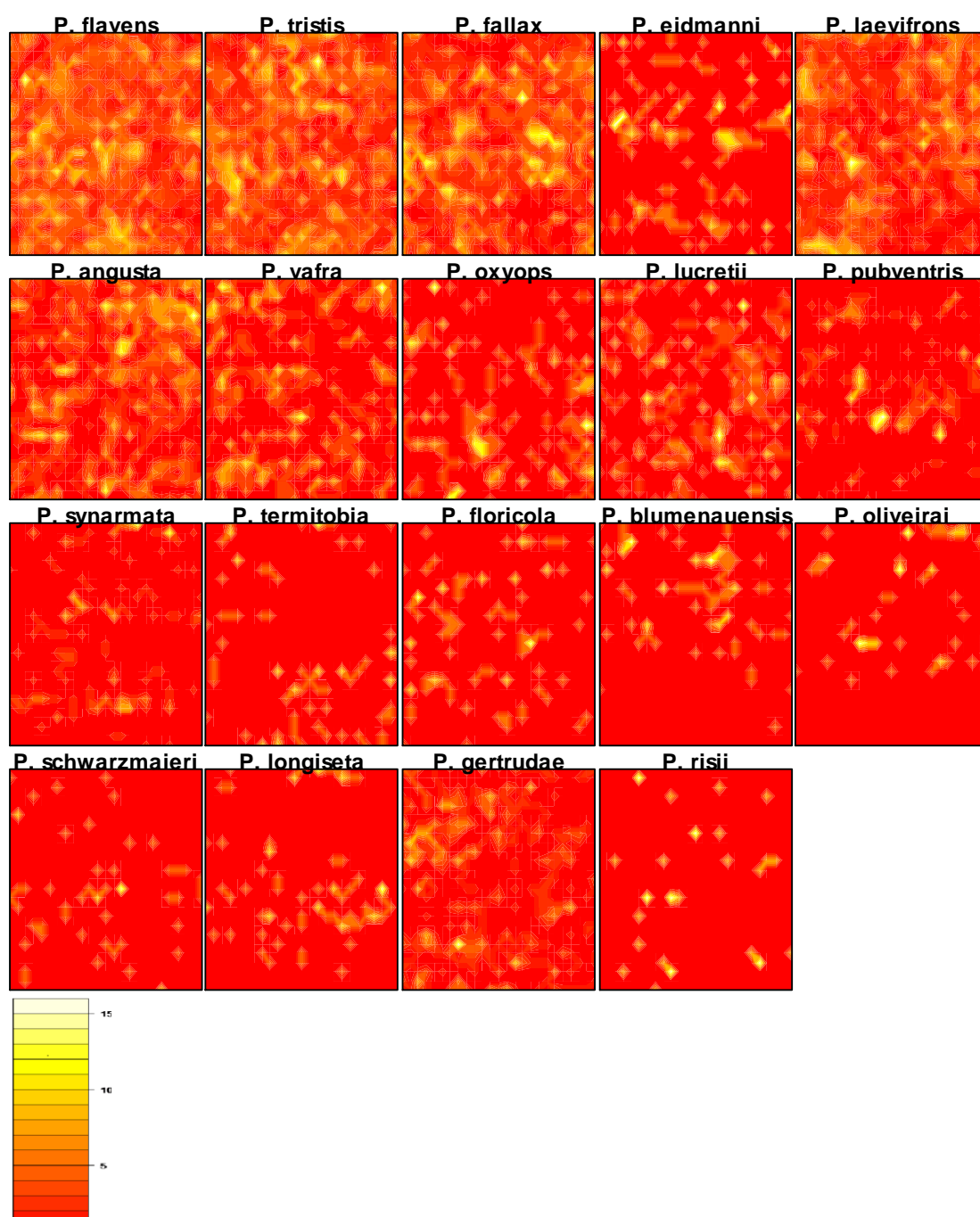


Tabela IX. Valores dos testes de coocorrência de espécies de formigas do gênero *Pheidole*, calculados separadamente para os quatro eventos de coletas realizadas na Reserva Natural Morro da Mina, PR. Para assembléias potencialmente estruturadas por competição, o índice c-score observado deve ser maior que o índice c-score calculado. Em asterisco demonstram valores de índices observados maiores que seus respectivos calculados.

Coletas/Índices		c-score
Coleta I	p (observado<= esperado)	0.4772
	p (observado>= esperado)	0.5230*
Coleta II	p (observado<= esperado)	0.8604
	p (observado>= esperado)	0.1400
Coleta III	p (observado<= esperado)	0.0734
	p (observado>= esperado)	0.9266*
Coleta IV	p (observado<= esperado)	0.5082
	p (observado>= esperado)	0.4922
Coletas Totais	p (observado<= esperado)	0.7548
	p (observado>= esperado)	0.2452

Legenda: (*) valores que indicam uma exclusão competitiva entre as espécies.

Tabela X. Matriz com valores de p calculados a partir do software EcoSim demonstrando evidência de competição. Os valores significativos estão em negrito.

Espécies/ (p)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1- <i>fallax</i>	-																		
2- <i>laevifrons</i>	0.00	-																	
3- <i>eidmani</i>	0.76	0.25	-																
4- <i>flavens</i>	0.17	0.41	0.38	-															
5- <i>oxyops</i>	0.06	0.03	0.25	0.79	-														
6- <i>tristis</i>	0.81	0.05	0.26	0.24	0.63	-													
7- <i>lucretii</i>	0.09	0.95	0.67	0.36	0.55	0.76	-												
8- <i>vafra</i>	0.29	0.58	0.80	0.63	0.08	0.03	0.14	-											
9- <i>angusta</i>	0.03	0.39	0.49	0.19	0.03	0.82	0.05	0.79	-										
10- <i>gertrudae</i>	0.05	0.47	0.66	0.71	0.31	0.08	0.88	0.04	0.09	-									
11- <i>floricola</i>	0.42	0.12	0.77	0.21	0.84	0.34	0.82	0.42	0.04	0.80	-								
12- <i>longiseta</i>	1.00	0.30	0.39	0.27	0.45	0.45	0.27	0.06	0.15	0.06	0.40	-							
13- <i>oliveirai</i>	0.12	0.29	0.04	0.11	0.56	0.70	0.23	0.60	0.07	0.34	0.21	0.07	-						
14- <i>schwarzmaieri</i>	0.81	0.61	0.52	0.57	0.20	0.23	0.41	0.82	0.52	0.39	0.22	0.28	0.53	-					
15- <i>synarmata</i>	0.01	0.05	0.09	0.96	0.92	0.38	0.62	0.26	0.87	0.01	0.02	0.37	0.76	0.38	-				
16- <i>termitobia</i>	1.00	0.51	0.90	0.89	0.83	0.10	0.63	0.72	0.80	0.75	0.05	0.74	0.96	0.42	0.39	-			
17- <i>blumenauensis</i>	0.67	0.28	0.85	0.52	0.00	0.04	0.13	0.57	0.53	0.56	0.35	0.05	0.47	0.31	0.33	0.03	-		
18- <i>pubiventris</i>	0.06	0.04	0.17	0.45	0.88	0.05	0.28	0.83	0.18	0.73	0.68	0.05	0.52	0.82	0.03	0.02	0.94	-	
19- <i>risii</i>	1.00	0.18	0.67	0.08	0.85	0.12	0.53	0.46	0.35	0.03	0.69	0.73	0.16	0.84	0.05	0.04	0.93	0.07	-

Figura 5. Cladograma a partir dos valores de p demonstrando os principais grupos de espécies de *Pheidole* que tendem a se “evitar”.

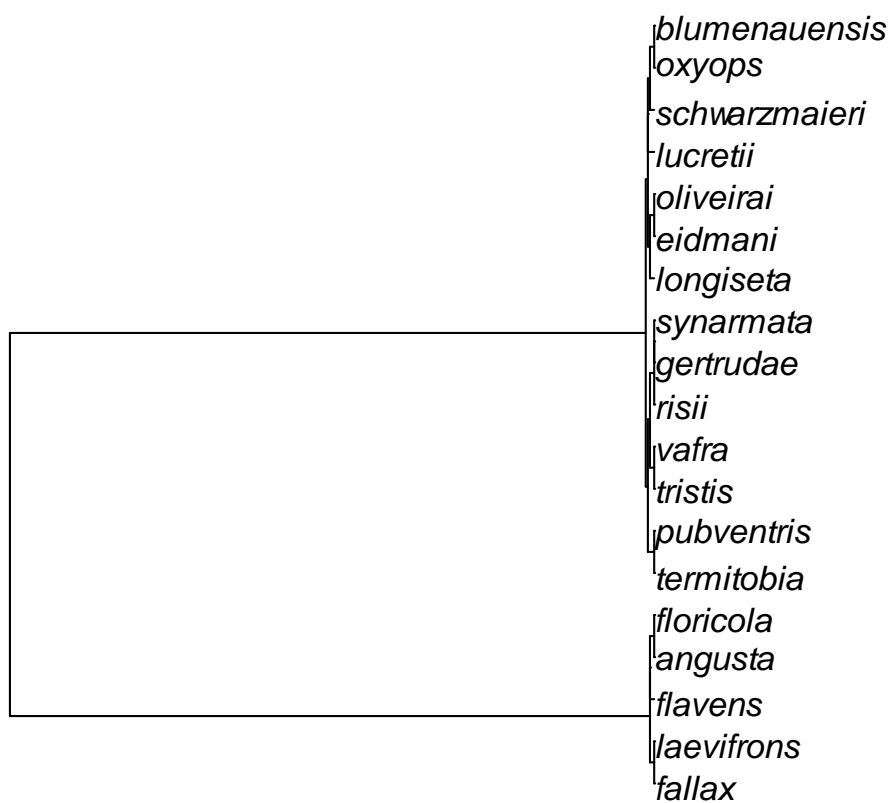


Figura 6. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.

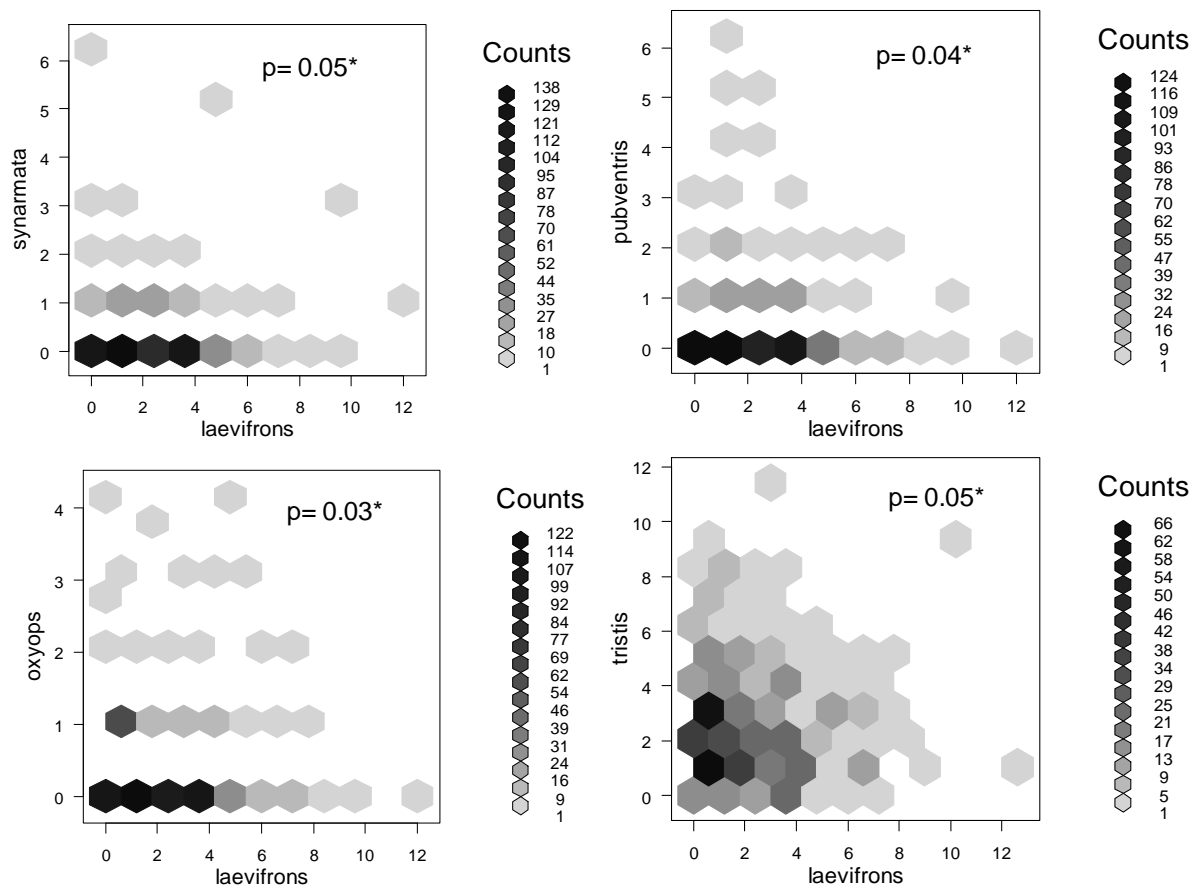


Figura 7. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.

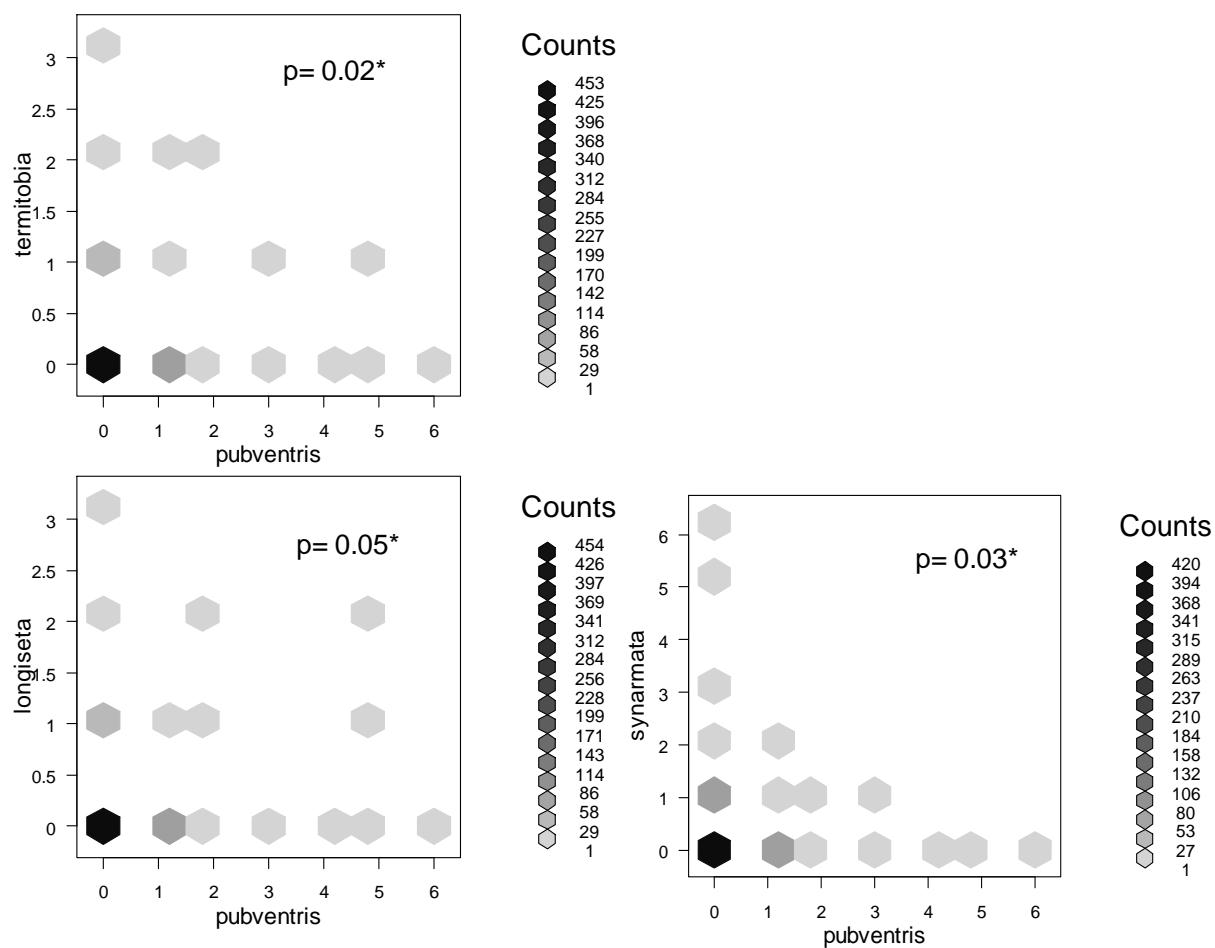


Figura 8. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.

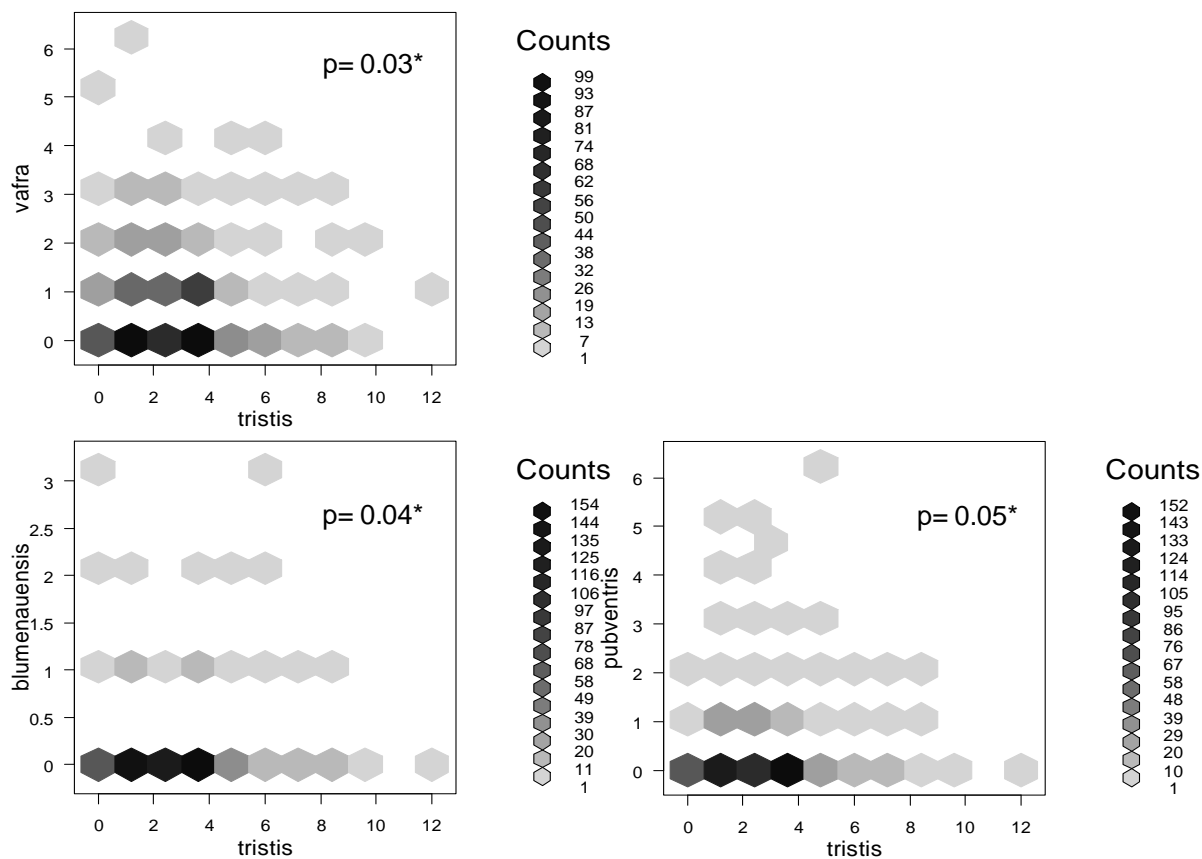


Figura 9. Coocorrência entre os pares de espécies que tendem a se evitar coletados na Reserva Natural Morro da Mina, PR.

